

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y ANTROPOLOGÍA FÍSICA



TESIS DOCTORAL

**Estudio del encéfalo de los homínidos del yacimiento de La
Sima de los Huesos (Atapuerca, Burgos), a partir del análisis
de sus moldes endocraneales**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTORA
PRESENTADA POR**

Eva María Poza Rey

Director

Juan Luis Arsuaga Ferreras

Madrid, 2015

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y ANTROPOLOGÍA FÍSICA



*Estudio del encéfalo de los homínidos del
yacimiento de La Sima de los Huesos
(Atapuerca, Burgos), a partir del análisis de sus
moldes endocraneales.*

TESIS DOCTORAL

EVA MARÍA POZA REY

Director

Dr. JUAN LUIS ARSUAGA FERRERAS

Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas

Universidad Complutense de Madrid

Madrid, 2015

Memoria para optar al grado de
Doctor de Dña. Eva María Poza Rey.
Tesis dirigida por el Dr. Juan Luis
Arsuaga Ferreras, catedrático de la
Universidad Complutense de Madrid.

Madrid, Julio de 2015

El doctorando

Fdo: Eva María Poza Rey

El director de la tesis

Fdo: Juan Luis Arsuaga Ferreras

La realización de esta tesis doctoral, no ha sido solamente el desarrollo de un proyecto de investigación. Ha conllevado muchas otras cosas que han hecho de mí la persona que ahora soy, algo diferente de quien era cuando empecé, pero de quien me siento muy orgullosa. A lo largo de este intenso proceso, me he visto muchas veces frente a un camino lleno de dudas, laberintos sin salida, puertas cerradas, “noes” y quizás, desilusiones, lágrimas, penas y altibajos. Pero a la vez también ha habido alegrías, ventanas abiertas, “sies”, ánimos y una fortaleza personal que me ha traído hasta aquí, en este ahora, donde veo que todo lo malo se ve compensado.

Es de bien nacido ser agradecido dice el refrán. Pero para mí, dar las gracias es uno de los más bellos actos que puedo realizar, ya que implica que hay personas que me han regalado algo valioso, como su tiempo, esfuerzo, amistad, algo material, o un simple pensamiento para ayudarme o hacerme sentir mejor.

Por eso al dar las gracias, soy un poco más feliz, ya que mi corazón se hace grande para abrazaros y llenaros de la plenitud de esta palabra.

Quiero expresar mi gratitud en primer lugar a todas aquellas personas que han participado de manera más o menos activa en el transcurso y desarrollo de esta tesis doctoral a un nivel más formal o de ámbito profesional.

Empiezo por supuesto y como no puede ser de otra forma dando las GRACIAS con un tono cálido y una intención especial a mi director, Juan Luis Arsuaga, por la confianza que depositaste en mí al poner en mis manos el material tan valioso que me has permitido estudiar, un sueño para cualquiera. Gracias por brindarme la posibilidad de abrir un camino de conocimiento y superación personal y profesional, en definitiva, por haber sido un maestro de vida.

Gracias a todo el equipo que ha trabajado y trabaja cada campaña de excavación en La Sima de los Huesos; a los que estuvieron y a los que actualmente están: Juan Luis Arsuaga, Ignacio Martínez, Ana Gracia, Jose Miguel Carretero, Nuria García, Carlos Lorenzo, Rolf Quam, Arantxa Aramburu y Nohemi Sala. Gracias por vuestro trabajo y esfuerzo cada año en el yacimiento, donde extraéis y organizáis entre otros, los fósiles que han formado parte del objeto de estudio de la presente tesis.

Agradecimientos

Gracias a Emiliano Aguirre, por tu visión de futuro, por tu empeño y por tu coraje para iniciar este proyecto. Has realizado sueños y despertado ilusiones en muchísimas personas, entre las que me encuentro, cuando aún era una niña.

A todo el Equipo de Investigación de Atapuerca (EIA) y por supuesto a los actuales codirectores Juan Luis Arsuaga, Jose María Bermúdez de Castro y Eudald Carbonell, por el enorme trabajo realizado a lo largo de estos años, que ha impulsado este proyecto hasta donde está actualmente y ha permitido que puedan realizarse investigaciones y tesis como la presente.

Muchas gracias a Dean Falk (Tallahassee, Florida, EEUU), Dominique Grimaud-Hervé (París, Francia) y Jean-Jacques Hublin (Leipzig, Alemania) por haber aceptado mi visita en sus instituciones, laboratorios y/o departamentos en las distintas estancias que he podido realizar (Department of anthropology, Florida State University; Institut de Paléontologie humaine; Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology). Thanks to all for hosting me in your departments and labs.

A Henry de Lumley, Dominique Grimaud-Hervé y Philippe Menecier quienes me permitieron amablemente estudiar las colecciones de moldes endocraneales depositadas en Paris y Niza. A Aurelie Fort, Odile Romain, Amelie Vialet y Anna Echassoux por el acceso a dichas colecciones y la atención recibida.

A Jose Miguel Carretero por permitirme el acceso a la colección ósea del yacimiento de San Pablo custodiada en el Laboratorio de Evolución Humana (Edificio I+D+I, Burgos). Gracias a Rebeca García y Laura Rodriguez por el acceso a los datos de dicha colección necesarios para los estudios requeridos.

Ana Gracia quien ha reconstruido gran parte de los cráneos que son la base de este trabajo.

Maria Cruz Ortega, que ha restaurado todos los cráneos de la colección de la Sima de los Huesos, y cuyo trabajo ha permitido un estudio en profundidad de los endocráneos.

Al Hospital “12 de Octubre” y a la Universidad de Burgos (UBU) donde fueron realizadas las tomografías de los ejemplares de la Sima de los Huesos y los cráneos de la colección de Sepúlveda. A Laura Rodriguez y Elena Santos por la realización de dichas tomografías.

Elena Santos quien también me adentró en el conocimiento y manejo de algunos programas informáticos utilizados en el desarrollo de esta tesis.

A Manuel Martín-Loeches, por interesantes conversaciones sobre el tema y darme algunas ideas clave.

Maria Cruz Ortega, Marian Galindo, Laura Rodriguez, Rebeca García, Cristina Valdiosera, gracias por vuestros comentarios tras la revisión de este trabajo. Me habéis ayudado mucho aportando vuestra visión a algunos aspectos y capítulos de esta tesis. Gracias por vuestro tiempo.

A todos mis compañeros del Centro Mixto UCM-ISCIH de investigación sobre la evolución y el comportamiento humanos.

Gracias a los proyectos BOS 2003-08938-C03-01, BU032A06, CGL 2006-13532-C03-02, CGL2009-12703-C03-03, CGL2012-38434-C03-01, S2010/BMD-2330 cuya financiación ha sido imprescindible para el desarrollo de esta tesis y trabajos de investigación paralelos.

A la Fundación General Universidad Complutense de Madrid, Fundación General Universidad de Alcalá de Henares y al Museo Arqueológico Regional de Alcalá de Henares.

A la Universidad de León, Universidad Complutense de Madrid y al Instituto de Salud Carlos III.

A la Junta de Castilla y León y al Ministerio de Economía y Competitividad.

Como seres sociables, nos vemos rodeados y acompañados de un montón de gente en nuestras vidas. Los hay que nos hacen sufrir enseñándonos un lado menos bonito de la vida, pero los hay que nos enseñan a amar. Amar nuestro trabajo, amar la vida, amar sin pretensiones, amar sin condiciones... Es para ellos que dedico una sección de agradecimientos más personales, que son tan importantes como los anteriores, pero con un matiz diferente, ya que salen del corazón y no del cerebro.

Comienzo de nuevo con Juan Luis Arsuaga, gracias por todos los momentos vividos y compartidos, por la oportunidad de viajar y conocer lugares y personas increíbles. Gracias por aparecer y permanecer en mi vida.

Agradecimientos

Un agradecimiento muy muy especial a una de las personas más importantes que han estado a mi lado en este proceso, Enrique Baquedano. GRACIAS por tu apoyo incondicional, por tu ayuda siempre sincera y desinteresada, por tu cariño. Sabes que eres muy importante para mí, como amigo y como líder de otro gran proyecto que amo, “El Valle de los Neandertales”. Gracias por contar conmigo.

Dominique Grimaud-Hervé, you know how important you are for me. Thanks for your help and support along the last years; you are a lighthouse in my road. I hope to keep your friendship forever.

A Maria Cruz Ortega (mi Maicu) por estar siempre ahí, para lo bueno y para lo malo. Por ofrecerte siempre para echarme una mano. Por escucharme, por reír y llorar conmigo. Gracias por los paseos y por tantos años de amistad.

A Nuria García, porque me has enseñado lo importante que es luchar por un sueño y mantener la fortaleza frente a las adversidades. Gracias por los consejos y por tu cariño.

A Cristina Valdiosera, por compartir todo. Por tus risas, por tu hombro, y por tantos momentos. Gracias por mantener ese hilo transparente.

A Javier Trueba, por tus ánimos, tus palabras de apoyo, por hacerme sentir que formo parte de algo grande.

A Laura Rodríguez y Rebeca García, sois simplemente estupendas, gracias por todo, por vuestro apoyo personal estos años y por vuestra ayuda en algunos aspectos de este trabajo.

A Patricio Domínguez Alonso, allá donde estés, sé que ahora estás riendo conmigo, porque estás tan feliz como yo de este momento. Gracias por haber formado parte de mi vida y por enseñarme tantas cosas importantes.

A Belén Márquez, César Laplana y Mari Arriaza, por llevar a cabo la gestión de algunas cosas que he necesitado para mantenerme aquí y poder terminar este proyecto.

A mis compañeros Rolf Quam, Irene Ureña, Virginia Martínez, Elena Santos y Ricardo Rodríguez Varela por haber escuchado y aguantado mis quejas.

A mis amigas Laura Berdejo, Danah García y Alba Artacho, por ser como sois y estar a mi lado.

A todos mis compañeros de batalla, tanto del yacimiento de “El Portalón de Cueva Mayor” en la Sierra de Atapuerca como de los distintos yacimientos de “El Calvero de la Higuera” en Pinilla del Valle con los que he compartido muchos veranos de risas y sufrimientos por el duro trabajo, y de quienes he recibido siempre un impulso sincero a seguir adelante. Estáis todos en mi corazón.

Y llegan los más importantes. GRACIAS Adolfo y Emi (mis padres), porque a pesar de todo siempre habéis confiado en mí, siempre me habéis apoyado aunque mi vida sea una locura tras otra, gracias por el esfuerzo que habéis realizado paralelamente conmigo, gracias por vuestros sacrificios, que han sido muchos, sobre todo y más importante, no tenerme cerca. Todo proceso tiene un final, y hemos llegado juntos, y juntos lo celebraremos y disfrutaremos de nuevos caminos y aventuras. Gracias por todo. No tengo vida para devolveros lo que habéis hecho y hacéis por mí. Os amo muchísimo.

A mis hermanos, Merche y Edu, por aguantar mis excentricidades y aún sin comprenderme mucho, animarme a seguir adelante. A mi sobrino Alejandro, porque eres mi mayor alegría y le has dado un impulso a mi vida. Os quiero mucho.

Y por último y no por ello menos importante, a ti, M.S.S., por haberme traído hasta aquí, por haberme llevado de la mano, por hacerme ver que lo más importante es la confianza en uno mismo, por enseñarme a agradecer lo bueno y sobre todo lo malo que la vida nos pone en el camino, porque es lo que nos hace crecer como personas e impulsa nuestra humanidad, que al fin y al cabo, es lo que más importa en esta vida.

Si me ha quedado algún nombre en el tintero, pido disculpas. Puede ser que se me haya olvidado y desde el fondo de mi corazón pido perdón por el descuido. O puede ser que sobreestimen su presencia en mi vida, y vean desfigurada la importancia de sus actos.

Agradecimientos

Uy, se me olvidaba...gracias a los –de momento- 16 individuos que han permitido que me sumerja en su “cerebros”. Gracias por esos secretos que quedan entre nosotros y por los que me habéis permitido revelar. Gracias por ser y gracias por estar. Sois...mi otra familia y también os quiero.

Índice

1.8. Material de estudio	37
1.8.1. Introducción	37
1.8.2. Situación filogenética de los humanos de La Sima de los Huesos	39
1.9. Importancia del estudio de los moldes endocraneales de La Sima de los Huesos	43
1.9.1. Estudios previos	44
1.10. Breve revisión de algunos moldes endocraneales del registro fósil humano previamente estudiados	46
2. Capítulo 2. MATERIAL	59
2.1. La Sima de los Huesos	61
2.1.1. Introducción y antecedentes	61
2.1.2. Inventario de cráneos utilizados para la obtención de los endocráneos	61
2.1.3. Estado de conservación de los endocráneos	64
2.2. Material de comparación	87
2.2.1. Introducción	87
2.2.2. Moldes cerebrales físicos. Colecciones	88
2.2.3. Moldes endocraneales virtuales. Reconstrucciones tridimensionales	88
2.2.4. Material endocraneal óseo	89
2.2.5. Muestra total de estudio	89
3. Capítulo 3. MÉTODOS	91
3.1. Metodología general para la obtención de los endocráneos de estudio	93
3.1.1. Introducción y antecedentes	93
3.1.2. Adquisición de imágenes	94
3.1.2.1. Tomografía axial computarizada (TAC)	94
3.1.2.2. Parámetros	95

3.1.3. Tratamiento/Procesamiento de imágenes	98
3.1.3.1. Reconstrucción y análisis a partir de las tomografías	98
3.1.3.1.1. Pre-procesado	100
3.1.3.1.2. Procesado	101
3.1.3.1.3. Post-procesado	102
3.1.3.1.3.1. Obtención del cráneo virtual	103
3.1.3.1.3.2. Obtención del endocráneo virtual	105
3.2. Metodología concreta para el análisis de los endocráneos en cada uno de los estudios propuestos	106
 4. Capítulo 4. ESTUDIO MORFOLÓGICO	 107
4.1. Forma del endocráneo y localización de la anchura máxima	109
4.1.1. En vista superior	109
4.1.1.1. Introducción y antecedentes	109
4.1.1.2. Métodos	110
4.1.1.3. Material	111
4.1.1.3.1. La Sima de los Huesos	111
4.1.1.3.2. Material comparativo	111
4.1.1.4. Resultados y Discusión	112
4.1.1.5. Conclusiones	114
4.1.2. En vista lateral y posterior	114
4.1.2.1. Introducción y antecedentes	114
4.1.2.2. Métodos	115
4.1.2.3. Material	115
4.1.2.3.1. La Sima de los Huesos	115
4.1.2.3.2. Material comparativo	115
4.1.2.4. Resultados y Discusión	116
4.1.2.5. Conclusiones	117
4.2. Cuerpos de Pacchioni	122
4.2.1. Introducción y antecedentes	122
4.2.2. Métodos	123

4.2.3. Material	123
4.2.3.1. La Sima de los Huesos	123
4.2.3.2. Material comparativo	123
4.2.4. Resultados y Discusión	124
4.2.5. Conclusiones	129
4.3. Lóbulo frontal	130
4.3.1. Aspectos generales	130
4.3.2. Introducción y antecedentes	131
4.3.2.1. Región prefrontal	131
4.3.2.1.1. Partes de la región prefrontal	132
4.3.2.2. Pico encefálico o pico frontal (vista anterior)	133
4.3.2.3. Localización del lóbulo frontal respecto de la órbita (vista lateral)	134
4.3.3. Métodos	135
4.3.3.1. Región prefrontal	135
4.3.3.2. Pico encefálico o pico frontal (vista anterior)	136
4.3.3.3. Localización del lóbulo frontal respecto de la órbita (vista lateral)	136
4.3.4. Material	137
4.3.4.1. Región prefrontal	137
4.3.4.1.1. La Sima de los Huesos	137
4.3.4.1.2. Material comparativo	137
4.3.4.2. Pico encefálico o pico frontal (vista anterior)	137
4.3.4.2.1. La Sima de los Huesos	137
4.3.4.2.2. Material comparativo	137
4.3.4.3. Localización del lóbulo frontal respecto de la órbita (vista lateral)	138
4.3.4.3.1. La Sima de los Huesos	138
4.3.4.3.2. Material comparativo	138
4.3.5. Resultados y Discusión	139
4.3.5.1. Región prefrontal	139
4.3.5.2. Pico encefálico o pico frontal (vista anterior)	142
4.3.5.3. Localización del lóbulo frontal respecto de la órbita (vista lateral)	143

4.3.5.4. Cambios morfológicos en el lóbulo frontal	146
4.3.6. Conclusiones	147
4.4. Lóbulo parietal	148
4.4.1. Introducción y antecedentes	148
4.4.2. Métodos	148
4.4.3. Material	149
4.4.3.1. La Sima de los Huesos	149
4.4.3.2. Material comparativo	149
4.4.4. Resultados y Discusión	149
4.4.5. Conclusiones	152
4.5. Lóbulo temporal	152
4.5.1. Introducción y antecedentes	152
4.5.2. Métodos	152
4.5.2.1. Muesca fronto-temporal	152
4.5.2.2. Grosor del lóbulo temporal	152
4.5.2.3. Angulo de la proyección del polo temporal	153
4.5.3. Material	154
4.5.3.1. La Sima de los Huesos	154
4.5.3.2. Material comparativo	154
4.5.4. Resultados y Discusión	155
4.5.4.1. Muesca fronto-temporal	155
4.5.4.2. Grosor del lóbulo temporal	156
4.5.4.3. Angulo de la proyección del polo temporal	157
4.5.5. Conclusiones	158
4.6. Lóbulo occipital	159
4.6.1. Introducción y antecedentes	159
4.6.2. Métodos	159
4.6.2.1. Descripción general	159
4.6.2.2. Angulo occipital	159
4.6.3. Material	160
4.6.3.1. La Sima de los Huesos	160
4.6.3.2. Material comparativo	160
4.6.4. Resultados y Discusión	160
4.6.4.1. Descripción general	160

4.6.4.1.1. La Sima de los Huesos	160
4.6.4.1.2. Material comparativo	161
4.6.4.2. Angulo occipital	162
4.6.4.2.1. La Sima de los Huesos	162
4.6.4.2.2. Material comparativo	163
4.6.5. Conclusiones	164
5. Capítulo 5. ANÁLISIS MÉTRICO	165
5.1. Variables métricas endocraneales	167
5.1.1. Introducción y antecedentes	167
5.1.1.1. Objetivos	167
5.1.2. Métodos	168
5.1.2.1. Obtención de las medidas endocraneales	168
5.1.2.1.1. Puntos anatómicos sobre el molde endocraneal	169
5.1.2.1.2. Variables métricas endocraneales	172
5.1.2.2. Análisis estadísticos	174
5.1.2.2.1. Estadística descriptiva	174
5.1.2.2.2. Análisis de la varianza (ANOVA)	174
5.1.2.2.3. Test de Bonferroni	174
5.1.2.2.4. Matriz de correlación	175
5.1.2.2.5. Análisis de los componentes principales	175
5.1.3. Material	176
5.1.3.1. Obtención de las medidas endocraneales	176
5.1.3.1.1. La Sima de los Huesos	176
5.1.3.1.2. Material comparativo	176
5.1.3.2. Análisis estadísticos	178
5.1.3.2.1. Matriz de correlación	179
5.1.3.2.2. Análisis de los componentes principales	180
5.1.3.2.2.1. Registro fósil y actual del género Homo I	180
5.1.3.2.2.2. Registro fósil y actual del género Homo II	180
5.1.3.2.2.3. Registro fósil y actual del género Homo con especial atención al conjunto de La Sima de los Huesos	181

5.1.4. Resultados y discusión	182
5.1.4.1. Obtención de las medidas endocraneales	182
5.1.4.1.1. La Sima de los Huesos	182
5.1.4.1.2. Material comparativo	182
5.1.4.2. Análisis estadísticos	184
5.1.4.2.1. Estadística descriptiva	184
5.1.4.2.2. Análisis de la varianza (ANOVA)	186
5.1.4.2.3. Test de Bonferroni	187
5.1.4.2.4. Matriz de correlación	203
5.1.4.2.5. Análisis de los componentes principales	208
5.1.4.2.5.1. Registro fósil y actual del género Homo I	208
5.1.4.2.5.2. Registro fósil y actual del género Homo II	216
5.1.4.2.5.3. Registro fósil y actual del género Homo con especial atención al conjunto de La Sima de los Huesos	222
5.2. Reorganización cerebral en el registro fósil	228
5.2.1. Introducción y antecedentes	228
5.2.2. Métodos	230
5.2.2.1. Análisis de los C-scores	231
5.2.2.1.1. ¿Qué representan los C-scores en nuestro estudio?	231
5.2.2.1.2. Procedimiento para el cálculo de los C-scores	231
5.2.3. Material	232
5.2.4. Resultados y discusión	234
5.2.4.1. Observaciones a nivel interpoblacional. (Valoración por variables)	237
5.2.4.2. Observaciones a nivel intrapoblacional. (Valoración por especie/grupo)	239
5.3. El problema de la alometría	246
5.3.1. Introducción y antecedentes	246
5.3.1.1. ¿Qué es la alometría?	246
5.3.1.2. El problema del tamaño en los endocráneos de La Sima de los Huesos	247
5.3.2. Métodos	249
5.3.2.1. Comparación directa de endocráneos de tamaño similar	249

5.3.3. Material	250
5.3.4. Resultados y discusión	251
5.4. Índices endocraneales	258
5.4.1. Introducción y antecedentes	258
5.4.2. Métodos	258
5.4.3. Material	259
5.4.3.1. Índice longitud-altura	259
5.4.3.2. Índice longitud-anchura	259
5.4.3.3. Aportación a los estudios de microcefalia en relación con LB1	260
5.4.4. Resultados y discusión	260
5.4.4.1. Índice longitud-altura	260
5.4.4.2. Índice longitud-anchura	264
5.4.4.3. Aportación a los estudios de microcefalia en relación con LB1	269
5.5. Conclusiones	270
 6. Capítulo 6. ESTIMACIÓN DE LOS VOLÚMENES ENDOCRANEALES Y ENCEFALIZACIÓN	 273
6.1. Introducción y antecedentes	275
6.1.1. Métodos de obtención de los volúmenes endocraneales	277
6.1.1.1. Obtención de los volúmenes endocraneales sobre cráneo	277
6.1.1.1.1. Método físico	277
6.1.1.1.1.1. Cráneo completo	277
6.1.1.1.1.1.1. Medición directa del volumen endocraneal	277
6.1.1.1.1.1.2. Medición indirecta del volumen endocraneal	278
6.1.1.1.1.2. Cráneo incompleto	277
6.1.1.1.2. Método virtual	279
6.1.1.2. Obtención de los volúmenes endocraneales sobre endocráneo	279
6.1.1.2.1. Método físico	279

6.1.1.2.1.1. Endocráneo completo	280
6.1.1.2.1.1.1. Medición del volumen por desplazamiento de agua	280
6.1.1.2.1.1.2. Medición del volumen por diferencia de pesos (agua-aire)	280
6.1.1.2.1.2. Endocráneo incompleto	281
6.1.1.2.1.2.1. Método del endocráneo parcial	281
6.1.1.2.1.2.2. Método del endocráneo reconstruido	281
6.1.1.2.2. Método virtual	281
6.1.1.2.2.1. Endocráneo completo	282
6.1.1.2.2.2. Endocráneo incompleto	282
6.1.1.2.3. Prototipado	282
6.1.1.2.3.1. Estereolitografía	283
6.1.1.2.3.2. Impresora 3D	283
6.2. Material y Método. Estimación de los volúmenes endocraneales para la colección de La Sima de los Huesos	284
6.2.1. Método de escalado	284
6.3. Resultados y discusión	288
6.3.1. Comparación con otros fósiles del registro	291
6.4. Conclusiones	296
6.5. Encefalización	297
6.5.1. Introducción	297
6.5.2. Cociente de encefalización	297
6.5.2.1. ¿Qué es el cociente de encefalización?	297
6.5.2.2. Fórmulas para el cálculo del cociente de encefalización	298
6.5.2.3. Cálculo del cociente de encefalización en La Sima de los Huesos	300
6.5.2.4. Comparación del cociente de encefalización de La Sima de los Huesos con otros grupos humanos	302
6.5.3. Conclusiones	309
7. Capítulo 7. SISTEMA SANGUINEO CEREBRAL	311
7.1. Introducción y antecedentes	313

7.1.1. Componentes del sistema sanguíneo cerebral y su funcionamiento	313
7.1.1.1. Arterias	314
7.1.1.2. Venas	315
7.1.2. Trabajos previos en el estudio del flujo sanguíneo cerebral en moldes endocraneales	317
7.1.3. Trabajos previos relacionados con el sistema sanguíneo cerebral del material de La Sima de los Huesos	319
7.1.3.1. Nuevos datos sobre el sistema sanguíneo cerebral de la colección de La Sima de los Huesos	320
7.1.4. Descripción y clasificación de los vasos meníngeos medios	320
7.1.5. Presencia del seno de Breschet	322
7.1.6. Senos venosos duros	322
7.1.6.1. La confluencia de senos	322
7.1.6.1.1. Desviación del seno sagital hacia el transversal	323
7.1.6.2. Recorrido del flujo sanguíneo a lo largo de los senos venosos duros	324
7.2. Método	324
7.2.1. Descripción y clasificación de los vasos meníngeos medios en los endocráneos de La Sima de los Huesos	324
7.2.2. Presencia del seno de Breschet	325
7.2.3. Senos venosos duros	325
7.2.3.1. La confluencia de senos en los endocráneos de La Sima de los Huesos	325
7.2.3.2. Desviación del seno sagital hacia el transversal	325
7.2.3.3. Recorrido del flujo sanguíneo a lo largo de los senos venosos duros	326
7.3. Material	328
7.3.1. Descripción y clasificación de los vasos meníngeos medios en los endocráneos de La Sima de los Huesos	328
7.3.2. Presencia del seno de Breschet en los endocráneos de La Sima de los Huesos	328
7.3.3. Senos venosos duros	328

7.3.3.1. La confluencia de senos en los endocráneos de La Sima de los Huesos	328
7.3.3.1.1. Desviación del seno sagital hacia el transverso	329
7.3.3.2. Recorrido del flujo sanguíneo a lo largo de los senos venosos duros	329
7.3.3.2.1. La Sima de los Huesos	329
7.3.3.2.2. Poblaciones modernas	329
7.3.3.2.2.1. Colección de Sepúlveda (SEP)	329
7.3.3.2.2.2. Colección de San Pablo (SP)	330
7.3.3.2.3. Otros fósiles	330
7.4. Resultados y discusión	332
7.4.1. Descripción y clasificación de los vasos meníngeos en la colección de La Sima de los Huesos	332
7.4.1.1. Giuffrida-Ruggieri	342
7.4.1.2. Adachi	344
7.4.1.3. Breve revisión del patrón de los vasos meníngeos en otros fósiles	349
7.4.2. Presencia del seno de Breschet en los endocráneos de La Sima de los Huesos	350
7.4.3. Senos venosos duros	354
7.4.3.1. La confluencia de senos en los endocráneos de La Sima de los Huesos	354
7.4.3.1.1. Desviación del seno sagital hacia el transverso	357
7.4.3.1.1.1. Patrones en los endocráneos de La Sima de los Huesos	357
7.4.3.1.1.1.1. Hacia el lado derecho	357
7.4.3.1.1.1.2. Hacia el lado izquierdo	358
7.4.3.1.1.1.3. Hacia ambos lados (Derivación simétrica)	358
7.4.3.1.1.2. Comparación con grupos humanos actuales	359
7.4.3.1.1.3. Casos especiales en la colección de La Sima de los Huesos	362
7.4.3.1.1.4. Patrones en otros endocráneos fósiles (revisión bibliográfica)	365

7.4.3.1.2. Otros datos de interés. El seno lateral	366
7.4.3.2. Recorrido del flujo sanguíneo a lo largo de los senos venosos duros	367
7.4.3.2.1. La Sima de los Huesos	367
7.4.3.2.1.1. Representación gráfica y descripción	370
7.4.3.2.1.2. Representación gráfica por conjuntos de individuos	378
7.4.3.2.1.2.1. Muestra total de endocráneos de La Sima de los Huesos	378
7.4.3.2.1.2.2. Muestra de adultos	379
7.4.3.2.1.2.3. Muestra de subadultos	380
7.4.3.2.2. Poblaciones modernas	380
7.4.3.2.2.1. Análisis del recorrido del flujo sanguíneo a través de los senos venosos duros en distintos grupos de edad	380
7.4.3.2.2.1.1. Colección de San Pablo (SP)	381
7.4.3.2.2.1.2. Análisis del recorrido del flujo sanguíneo a través de los senos venosos duros en la colección de humanos modernos de San Pablo	383
7.4.3.2.2.1.2.1. Grupo de subadultos	384
7.4.3.2.2.1.2.2. Grupo de adultos	386
7.4.3.2.3. La Sima de los Huesos Vs. poblaciones modernas	386
7.4.3.2.3.1. Grupo de subadultos	386
7.4.3.2.3.2. Grupo de adultos	390
7.4.3.2.3.3. Análisis comparativo entre endocráneos con volumen similar	393
7.4.3.2.4. Otras especies fósiles	395
7.4.3.2.5. La Sima de los Huesos Vs. otras especies fósiles	398
7.5. Conclusiones	399
8. Capítulo 8. ASIMETRÍAS	403
8.1. Introducción	405
8.1.1. Asimetría funcional	405

8.1.2. Asimetría estructural	406
8.2. Petalias	407
8.2.1. Introducción y antecedentes	407
8.2.1.1. Definición	407
8.2.1.2. Descripción general	408
8.2.2. Métodos	409
8.2.2.1. Cuantificación de las petalias en los endocráneos de La Sima de los Huesos	409
8.2.2.2. Cálculo del grado de asimetría	409
8.2.3. Material	410
8.2.3.1. La Sima de los Huesos	410
8.2.3.2. Material comparativo	410
8.2.4. Resultados y discusión	411
8.2.4.1. Cuantificación de las petalias en los endocráneos de La Sima de los Huesos	411
8.2.4.1.1. Patrones de petalias observados en los endocráneos de La Sima de los Huesos	411
8.2.4.2. Cálculo del grado de asimetría	414
8.2.4.3. Relación de las petalias con la lateralidad manual en los endocráneos de La Sima de los Huesos	417
8.2.4.4. Material comparativo	421
8.2.4.5. Comparación de las petalias de los endocráneos de La Sima de los Huesos con otros grupos humanos	423
8.3. Área de Broca	424
8.3.1. Introducción y antecedentes	424
8.3.1.1. Descripción general	424
8.3.2. Métodos	425
8.3.2.1. Localización y representación del Área de Broca en la colección de La Sima de los Huesos	425
8.3.3. Material	426
8.3.3.1. La Sima de los Huesos	426
8.3.3.2. Material comparativo	426
8.3.4. Resultados y discusión	426

8.3.4.1. El área de Broca en los endocráneos de La Sima de los Huesos	426
8.3.4.1.1. Relación del área de Broca con la lateralidad manual en los endocráneos de La Sima de los Huesos	429
8.3.4.2. Área de Broca en otros fósiles	430
8.4. Lateralidad manual en los individuos de La Sima de los Huesos	432
8.4.1. Introducción y antecedentes	432
8.4.1.1. Asignación de la lateralidad manual en base al estudio de las estrías vestibulares en la dentición anterior	433
8.4.2. Material y Métodos	434
8.4.2.1. Asignación de la lateralidad manual en base a las asimetrías cerebrales (lateralidad cerebral)	434
8.4.2.2. Asociación individuos craneales (cerebrales) con individuos dentales y su consecuencia para el estudio de la lateralidad manual	435
8.4.3. Resultados y discusión	437
8.4.3.1. Asignación de la lateralidad manual en base a las asimetrías cerebrales (lateralidad cerebral)	437
8.4.3.2. Asociación individuos craneales (cerebrales) con individuos dentales y su consecuencia para el estudio de la lateralidad manual	439
8.4.3.3. Un caso especial de lateralidad manual, el individuo craneal/endocraneal 6	440
8.4.3.4. Consideraciones generales	442
8.4.4. Conclusiones	443
<i>Conclusiones</i>	445
<i>Perspectivas de futuros estudios</i>	459
<i>Anexos</i>	463
<i>Bibliografía</i>	509

Abstract

- **Introduction and methodology**

The use of Ct-scans and 3D- reconstruction software allows for the study of intracranial cavities and brain endocasts. The Sima de los Huesos (SH) brain endocasts collection is one of the largest fossil set that inhabited Europe along the Middle Pleistocene. This material allows for inter- and intra populational comparative studies, to formulate hypotheses about human behavior and to provide invaluable information for the study of brain development throughout human evolution or at least during the Pleistocene period.

- **Objectives**

1. **Morphological study.** The analysis of a variety of features and the comparison with other species and human groups will provide important information about the evolutionary process of the brain and its various components (cerebral lobes).
2. **Metric analysis.** To make publically available the information obtained from their measurements (metric variables), so they can be used and included in future comparative studies that will complement the wide variety of analysis performed in this thesis.
3. **Endocranial volumes.** To estimate the endocranial volume of the incomplete individuals and to calculate the encephalization quotient for comparison to other human groups throughout the evolutionary process.
4. **Allometry.** The difference in size and shape between some individuals makes necessary the study to know if they are the result of allometry or the existence of two different morphotypes within this population.
5. **Cerebral blood system.** The preservation of several meningeal vessels and venous sinuses allows analyzing and comparing how the cerebral blood system is in these fossils respect to other human groups.
6. **Development.** This collection includes adults and subadults which allows the analysis of development patterns and the comparison of these to modern humans.

7. **Brain asymmetries.** The study of the brain asymmetries and the assignment of handedness to individuals when possible.

- **Results and conclusions**

1. The SH hominid endocasts show a mosaic of characters. They still preserve primitive features, which are also observed in other Middle Pleistocene individuals. The observed variations to the primitive patterns stand out only in the most modern human groups (*Homo sapiens* and *Homo neanderthalensis*). In general, the SH humans show an intermediate state of development between the most primitive (*Homo* and *Homo erectus*) and the most modern states (*Homo neanderthalensis* and *Homo sapiens*) in the studied traits in the frontal lobe; primitive morphology in their parietal lobes, which moves away from the status of Neanderthals; the temporal and occipital lobes show a mixture of primitive and modern characters that approach to Neanderthals. The most notable differences are observed in *Homo sapiens* and are associated to a globularization process unique to this group.
2. The endocranial variables in SH endocasts show some primitive traits fitting within the variability of *Homo erectus* and other are more advanced approaching to Neanderthals. Standardizing the variables (by the endocranial volume) a very similar pattern of development between early *Homo* and *Homo erectus* is detectable. Meanwhile, *Homo heidelbergensis*, *Homo neanderthalensis* and SH also share a similar pattern. But the involvement of each variable in the shape of the endocasts shows as many similarities as differences between SH and Neanderthals, supporting a previous idea that considers the SH group as an independent taxon within the same lineage of *Homo neanderthalensis*.
3. The protocol used to estimate the volumes of the SH endocast has been considered as valid. The SH encephalization quotient is very similar to that obtained for the species *Homo heidelbergensis* as for other Middle Pleistocene human groups. Possible period of stasis in the brain expansion in favor of a brain reorganization process which allowed a subsequent increase in brain size in Late Pleistocene human groups. This would not have occurred in the contemporary Asian lineage.
4. Allometry, and not the presence of more than one morphotype, is the responsible for the observed differences in size and shape among some SH individuals. A very small parietal cord and a very large occipital width are two traits that characterize the SH endocasts independently of brain size.

5. The SH meningeal vessels pattern shares more resemblance with the pattern shown by Neanderthals and other Middle Pleistocene fossils than with any other group. High presence of Breschet sinus in SH which confirms this is a feature with high frequency in pre-Neanderthals and Neanderthals. Existence of 3 cases with abnormal confluence of occipital sinuses pattern in SH endocasts whose frequency in contemporary populations is very low. Possible better balance between supply of the inner regions of the brain and the irrigation of the peripheral regions in SH and other Middle Pleistocene specimens, potentially related to a process of brain reorganization. The functional basis of the blood system could already be established at least 430 000 years ago (chronological age of the SH human remains) and changes would be mainly related to metabolic and developmental requirements.
6. The occipital sinuses in modern humans show clear differences between individuals during puberty and other developmental stages. This is not the same in SH individuals and can be due to: the equivalent of puberty period does not occur in the same age group than in modern humans; puberty does not exist as a clearly defined period in the development of this fossil group, then changes could be acquired gradually; similar puberty period in these fossils, but the differences could be explained by their lower brain volumes compared with modern individuals of similar age.
7. There are similar patterns in modern human populations and the SH brain endocasts collection. Differences appear in the combination of these patterns. Broca's area is already well defined and lateralized in the left-side brain in SH as it is in most of the fossil and modern human groups. Lower degree of lateralization in SH brain endocast with respect to the modern human group. Cerebral laterality not well defined. The brain asymmetries confirm the manual preference in 3 of 4 specimens where results from two different studies (dental analysis (labial striations) and brain asymmetries) could be combined. The other case leads to consider new hypotheses: care and support to less skilled individuals within the group; learning by imitation; different ways of teaching and/or task separation, reflecting a complex social organization in the group.

Resumen

Introducción y metodología

El uso de tomografías y programas informáticos de reconstrucción 3D permiten el estudio de cavidades intracraneales y de los moldes endocraneales. Los endocráneos del yacimiento de La Sima de los Huesos (SH), representan una de las mayores colecciones de una especie fósil que habitó Europa en el Pleistoceno medio. Permiten realizar estudios comparativos inter- e intra-poblacionales, formular hipótesis sobre el comportamiento humano y aportan nuevos datos sobre el desarrollo del cerebro a lo largo de la evolución humana, o al menos a lo largo del Pleistoceno.

Objetivos

1. **Estudio morfológico.** El análisis de una gran variedad de rasgos y su comparación con endocráneos de otras especies y grupos humanos, nos aportarán información muy interesante sobre el proceso evolutivo del cerebro y sus distintos componentes (lóbulos cerebrales).
2. **Análisis métrico.** Obtención y publicación de sus medidas (variables métricas), con el fin de que puedan usarse e incluirse en futuros estudios comparativos que complementen la amplia variedad de análisis que se realizan en esta tesis.
3. **Volúmenes endocraneales.** Estimar los volúmenes endocraneales de los individuos incompletos y calcular cociente de encefalización para comparar con otros grupos humanos del registro fósil.
4. **Alometría.** La diferencia de tamaño y forma observable entre algunos individuos hace necesario un estudio para saber si esas diferencias son debidas a la alometría o se trata de la existencia de al menos dos morfotipos diferentes.
5. **Sistema sanguíneo.** La conservación de una gran cantidad de vasos meníngeos y senos venosos en los endocráneos permite analizar y comparar cómo es el sistema sanguíneo cerebral en este conjunto de fósiles respecto de otros grupos humanos.
6. **Desarrollo.** El material de estudio cuenta con adultos y subadultos, por tanto es posible analizar si el patrón de desarrollo es similar al nuestro.
7. **Asimetrías cerebrales.** Estudiar las asimetrías cerebrales y asignar una lateralidad manual a aquellos individuos que sea posible.

Resultados y Conclusiones

1. Los endocráneos de los homínidos de SH muestran un mosaico de caracteres. Conservan caracteres primitivos, que se observan también en otros individuos del Pleistoceno medio. Las variaciones a los patrones primitivos observadas sólo se destacan en los grupos humanos más modernos (*Homo sapiens* y *Homo neanderthalensis*). En general los humanos de SH muestran un estado de desarrollo intermedio entre los estados más primitivos (*Homo* y *Homo erectus*), y los más modernos (*Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens*) en los caracteres estudiados en el lóbulo frontal; muestran aún una morfología primitiva en sus parietales, que lo aleja del estado de los neandertales; los lóbulos temporal y occipital muestran una mezcla de caracteres primitivos y modernos que les aproximan a los neandertales. Las diferencias más destacables se observan en los *Homo sapiens* y se asocian al proceso de globularización exclusivo de este grupo.
2. Las variables endocraneales de los homínidos de SH muestran algunos patrones primitivos encajando en la variabilidad de *Homo erectus* y otros más evolucionados próximos a los neandertales. Estandarizándolas por el volumen endocraneal se observa un patrón muy similar de desarrollo entre los primeros *Homo* y el conjunto de *Homo erectus*. Por su parte, *Homo heidelbergensis*, SH y *Homo neanderthalensis* compartirían también un patrón similar. Pero la implicación de cada variable en la forma de los endocráneos, resulta en tantos parecidos como diferencias entre SH y neandertales, apoyando la idea de considerar al grupo humano de SH un taxón independiente dentro del mismo linaje de *Homo neanderthalensis*.
3. Consideramos válido el protocolo utilizado para la estimación de los volúmenes endocraneales de los individuos de SH. Su cociente de encefalización es muy similar al obtenido para el conjunto de *Homo heidelbergensis* como especie y para otros conjuntos humanos del Pleistoceno medio. Posible período de estasis en la expansión cerebral a favor de un proceso de reorganización en grupos europeos y africanos que ha permitido el posterior incremento en el tamaño cerebral de los grupos del Pleistoceno final. Este hecho no se habría dado en los contemporáneos del linaje asiático.

4. La alometría, y no la presencia de varios morfotipos, es la responsable de las diferencias de tamaño y forma observable entre algunos individuos de SH. Cuerda parietal muy pequeña y anchura occipital muy grande son rasgos que caracterizan a los endocráneos de SH independientemente del tamaño del cerebro.
5. El patrón de los vasos meníngeos de los endocráneos de SH es más parecido al patrón de neandertales y fósiles del Pleistoceno medio que a otros grupos fósiles. Alta presencia del seno de Breschet en SH, confirmando ser un rasgo con alta frecuencia en Neandertales y pre-neandertales. Existencia de 3 casos raros con confluencia de senos anormal, cuya frecuencia en poblaciones actuales es muy baja. Posible mayor equilibrio entre la irrigación de las regiones internas del cerebro y la irrigación de las regiones periféricas en SH y ejemplares del Pleistoceno medio que podría estar relacionado con un proceso de reorganización cerebral. La base funcional del sistema sanguíneo podría estar ya establecida hace al menos 430 000 años (edad cronológica de los humanos de SH) sufriendo solamente cambios relacionados con requerimientos metabólicos y de desarrollo.
6. Analizando los senos venosos, en humanos actuales hay claras diferencias entre los individuos en periodo de pubertad y el resto de etapas de desarrollo. En SH no se aprecian de igual manera pudiendo deberse a: la pubertad no se da en el mismo tramo de edad que en los humanos actuales; no existe la pubertad como un periodo concreto en el desarrollo de este grupo fósil, siendo adquiridos los cambios de manera gradual; periodo similar a la pubertad pero las diferencias se expliquen por los distintos volúmenes cerebrales entre los fósiles y los individuos modernos de edad similar.
7. Patrones similares en poblaciones humanas actuales y el conjunto de endocráneos de SH. Las diferencias aparecen en la combinación de dichos patrones. Área de Broca bien definida en el lado izquierdo en SH igual que en la mayoría de las especies humanas fósiles y humanos actuales. Menor grado de lateralización del cerebro en SH respecto de humanos modernos. Lateralidad cerebral poco definida. Las asimetrías cerebrales confirman la preferencia manual en 3 de los 4 individuos donde han podido combinarse los resultados con los análisis de estrías dentales. El otro caso permite considerar nuevas hipótesis: apoyo a individuos incapacitados dentro del grupo; aprendizaje por imitación; diversas formas de enseñanza y/o separación de tareas reflejando complejidad en la organización social del grupo.

Capítulo 1.

Introducción.

1.1. Introducción a la temática de estudio

Qué es la paleoneurología

La paleoneurología se podría definir, de una manera concisa y simplista, como una rama de la paleontología que se dedica a estudiar las marcas fósiles que se relacionan con el sistema neurológico de los individuos, y que quedan reveladas en la pared endocraneal (registro de marcas en la superficie interna de los huesos del cráneo).

A lo largo de las últimas décadas, aquellos que se han dedicado a esta disciplina, y más concretamente a la paleoneurología humana, han expuesto diversas definiciones de esta ciencia, focalizando en los distintos componentes en los que se fundamenta esta línea de estudio.

1.1.1. Definición de varios autores

Algunas de esas definiciones, propuestas por otros autores con anterioridad, están todas ellas basadas en los mismos conceptos y/o principios:

- La paleoneurología es el estudio de la evolución del cerebro basado en un examen directo del registro fósil de humanos y sus parientes homínidos más cercanos. Los paleoneurólogos analizan moldes endocraneales que reproducen detalles de la morfología externa del cerebro, que han sido impresos en la superficie interna del cráneo. *Falk (1987).*
- La paleoneurología es el estudio de la evolución del cerebro, y se encuentra conectando la neurología y la paleontología. Es el estudio del cerebro y el sistema nervioso de animales fósiles. El objetivo de los estudios paleoneurológicos es determinar cómo el cerebro, y su sistema nervioso asociado, evolucionaron en un grupo determinado.

Buchholtz & Seyfarth (1999, 2001).

- La paleoneurología se ocupa del estudio y análisis de la anatomía y morfología endocraneal de los grupos humanos extintos, a través de los moldes endocraneales y de la morfología digital. Es el estudio de la evolución del cerebro de individuos fósiles, donde mediante análisis anatómicos y morfológicos de los rasgos y volúmenes endocraneales, se podrán desarrollar hipótesis acerca de procesos fisiológicos, funcionales y evolutivos, y estudiar sus posibles implicaciones en contextos cognitivos y culturales. *Bruner (2003, 2004, 2010a) y Bruner et al., (2005)*
- La paleoneurología es el estudio de la evidencia fósil considerando la evolución del cerebro, y es en este momento, la única línea directa de evidencia de cómo los diferentes cerebros animales han evolucionado a través del tiempo. *Holloway et al., (2009).*
- La paleoneurología es el estudio de la evolución del cerebro en el registro fósil humano, basado en análisis morfológicos y morfométricos del endocráneo, que muestra impresiones encefálicas y de la vascularización meníngea de la superficie interna de los huesos del cráneo.
Grimaud-Hervé (2012, Comunicación personal).

1.1.2. ¿Por qué y cómo se estudia?

La Humanidad siempre se ha preocupado por saber qué es lo que nos hace tan diferentes de otras especies animales.

Los neurocientíficos nos dan la respuesta: **lo que nos hace distintos es nuestro cerebro** (Martín-Loeches, Casado & Sel, 2008).

Como bien indican Martín-Loeches y colaboradores, en el cerebro precisamente residen las claves para entender la singularidad de nuestro comportamiento, y nos indican dos formas de aproximarnos a dar respuesta a la pregunta antes expuesta.

1. “Por un lado, podemos comparar nuestro cerebro con el del chimpancé o con los de otras especies genéticamente más o menos cercanas a la nuestra. Podemos comparar cerebros entre especies vivas tanto macroscópicamente como microscópicamente y llegar a una conclusión acerca de en qué difiere nuestro cerebro del de otras especies.” (ver figuras 1.1. y 1.2.).

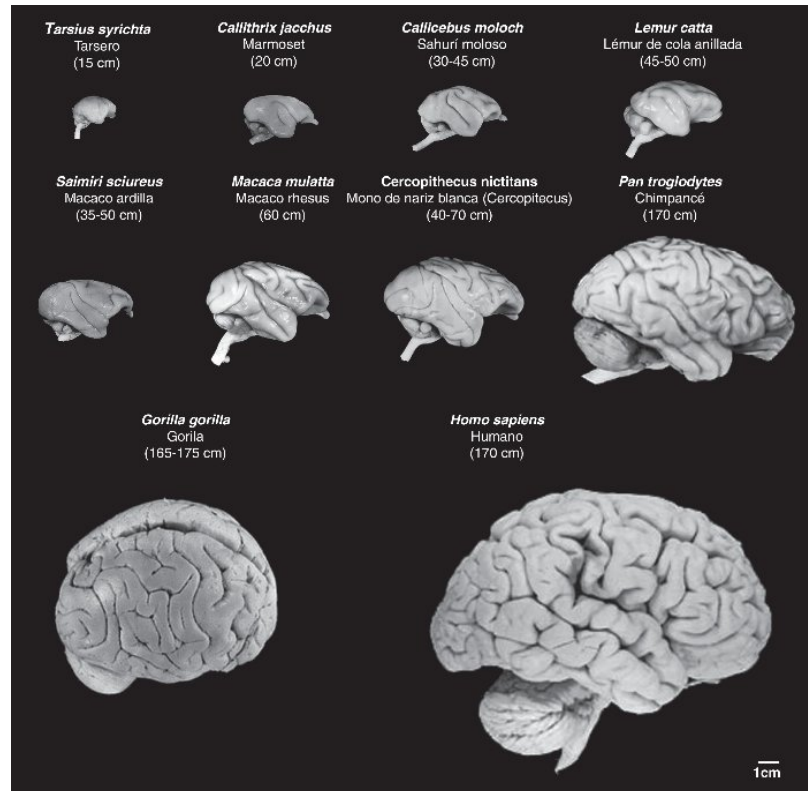


Figura 1.1. Texto y figura extraído de Toledano *et al.*, (2012)

Imágenes de cerebros de primates no humanos en comparación con el cerebro humano. Se observa que junto al aumento de tamaño de la masa cerebral, progresivamente aumenta el número de circunvoluciones cerebrales, así como el volumen del córtex prefrontal y frontal. Las imágenes proceden de *University of Wisconsin and Michigan State Comparative Mammalian Brain Collections*. Disponible en: <http://brainmuseum.org/index.html>.

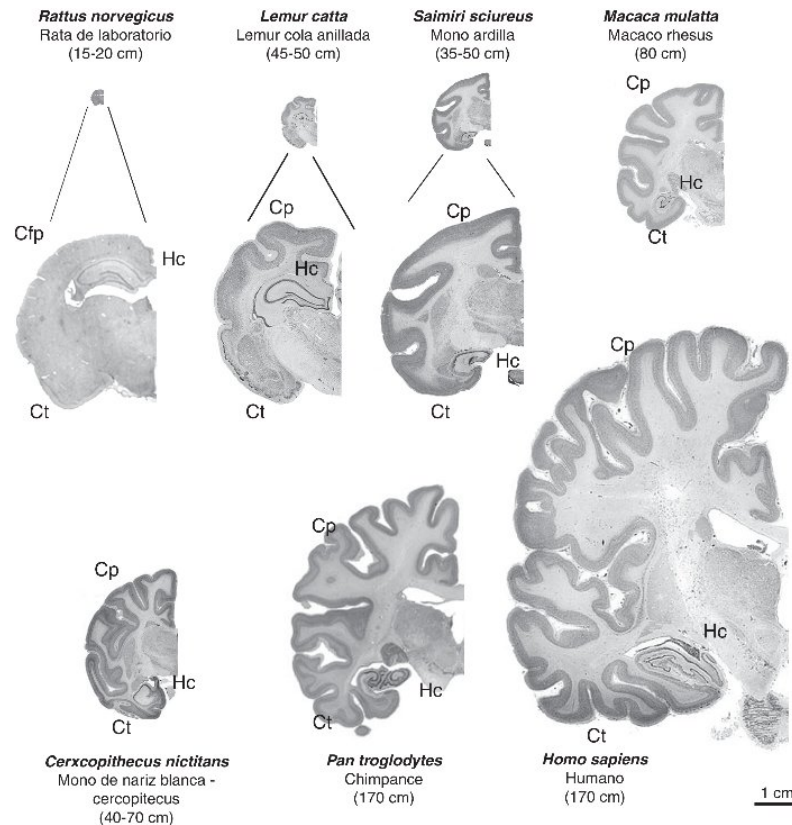


Figura 1.2. Texto y figura extraído de Toledano *et al.*, (2012)

Imágenes de cortes cerebrales coronales de primates no humanos en comparación con el cerebro de rata y humano. Las imágenes de primates no humanos proceden de *University of Wisconsin and Michigan State Comparative Mammalian Brain Collections*. Disponible en: <http://brainmuseum.org/index.html>.

Este tipo de estudio se conoce como Neurología Comparada.

La Neurología comparada adquirió mucha importancia a finales del siglo XIX y principios del XX, a partir de los estudios sobre citoarquitectura comparada (la disposición de las células que constituyen la corteza cerebral) del córtex en mamíferos llevados a cabo por Korbinian Brodmann y Oskar Vogt en el Laboratorio Neurobiológico en Berlín, en la primera década del siglo XX.

De ellos, los más importantes fueron los referentes a la localización histológica en el córtex cerebral humano, con especial énfasis en una cuestión importante en la época: **las diferencias en el cerebro de las distintas razas humanas.**

2. “Pero hay también otra forma de responder a la pregunta que nos ocupa: la comparación de nuestro cerebro con el de otras especies del género *Homo*.” (ver figura 1.3.).

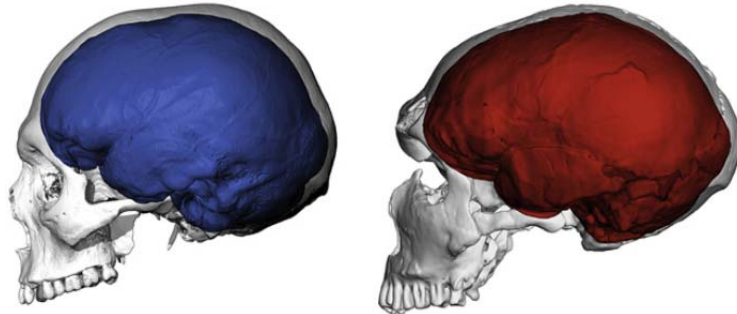


Figura 1.3. Reconstrucciones 3D de cráneo-endocráneo de un humano moderno (izquierda) y un Neandertal adulto (La Ferrassie 1, derecha). Gunz *et al.*, (2012).

En este caso, este tipo de estudio es el que se relaciona directamente con el desarrollo de la paleoneurología.

La paleoneurología es extremadamente pobre en datos, ya que sólo las características de la superficie de un cerebro que una vez estuvo vivo pueden ser observados si - y sólo si - se imprimen en la tabla interna del cráneo.

Solo nos permite por tanto una aproximación superficial

1.2. ¿Qué es un molde endocraneal?

Un molde endocraneal es la representación en positivo del vacío (negativo) que rellena la cavidad interna del cráneo.

El cerebro no fosiliza, pero en su desarrollo deja señales de su morfología externa como son los giros, surcos, vasos sanguíneos y senos venosos sobre la superficie interna del cráneo, debido a la estrecha relación estructural que existe entre ellos durante el proceso de crecimiento del neurocráneo.

Introducción

Por ello, la superficie endocraneal es un registro muy útil de los tejidos blandos pre-existentes (Bruner, 2003).

El cerebro, durante un crecimiento normal*, empuja a los distintos huesos que conforman el cráneo, haciendo que adopten la forma que el cerebro va a establecer, a partir de las tensiones creadas por las fibras de anclaje de los septos de la duramadre, que están muy relacionados con el sistema sutural de la bóveda craneal (Hoyte, 1997).

** No sucede así con enfermedades como la craneosinostosis, donde el cierre prematuro de las suturas establecerá primero la forma craneal, y así posteriormente, el cerebro se adapta al espacio y forma que le permite el cráneo con las consiguientes deficiencias en el desarrollo. (Ver Gracia et al., 2009, como ejemplo de craneosinostosis en fósiles humanos)*

Esas señales o marcas que quedan sobre las paredes internas del cráneo, cuando son extraídas sobre la superficie de los moldes endocraneales, nos dan una idea de la morfología que el cerebro presentaba en vivo.

Es particularmente importante darse cuenta, y por ello debemos ser conscientes, de que el molde endocraneal es sólo eso, no es un molde del cerebro, no es una copia exacta de cómo fue el cerebro vivo, ya que las capas que lo rodean y protegen, las meninges (ver punto 1.5.1), y el líquido cefalorraquídeo no permiten una completa impronta de los detalles cerebrales sobre la superficie interna craneal.

Así lo concreta Harry Jerison (1973, pp.3) cuando dice que “*hay una tentación de tratar a los moldes endocraneales como “cerebros fósiles”, pero que como mucho, son una impresión del cerebro en el cráneo*”.

Falk (1987) además, concreta que los homínidos más modernos con cerebros grandes, reproducen menos detalles que aquellos homínidos más primitivos cuyos cerebros son más pequeños.

Este hecho por tanto, limita el estudio que los paleoneurólogos llevan a cabo, ya que deben detectar y reconocer los escasos surcos y giros que quedan marcados para orientarse a la hora de emprender el análisis de un molde endocraneal.

Para entender lo que suponen estas diferencias entre un cerebro fresco, y las marcas que quedan sobre la superficie del molde endocraneal, presentamos las siguientes imágenes en la figura 1.4.:

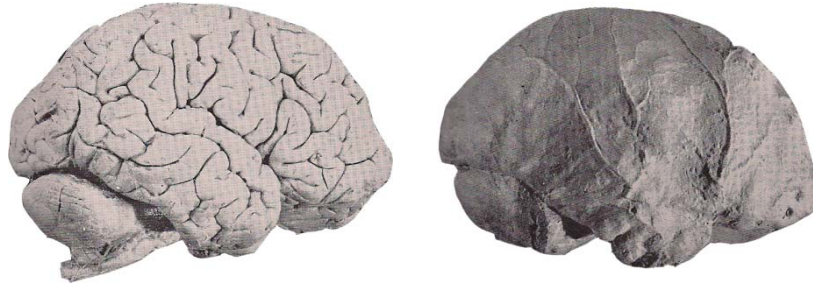


Figura 1.4. Izquierda: Figura nº 307 de Connolly (1950). Cerebro de un individuo Blanco de 40 años de edad de sexo femenino. Derecha: Figura nº 308 de Connolly (1950). Molde endocraneal correspondiente al cerebro de la figura 307.

Como se puede comprobar, la información que queda sobre la superficie de un molde endocraneal dista mucho de la que se observa en su cerebro original.

1.2.1. ¿Qué datos proporcionan los endocráneos?

A pesar de la escasez de datos que a priori se observa sobre la superficie de un molde endocraneal, los paleoneurólogos tratan de examinar el máximo de rasgos morfológicos y variables métricas que puedan dar idea de su biología y comportamiento a nivel evolutivo.

Algunos de los análisis que pueden realizarse y los caracteres que se estudian y que se van a ver en detalle a lo largo de esta tesis son los siguientes:

- Volumen total del cerebro
- Forma del endocráneo
- Tamaño relativo de los lóbulos: Reorganización cerebral
- Área de Broca
- Asimetrías: Petalias
- Análisis estadísticos
- Patrones del suministro sanguíneo
 - Senos occipitales
 - Venas meníngeas medias

1.2.2. Moldes endocraneales naturales

En algunos casos – muy pocos desafortunadamente dentro del registro fósil humano – los procesos tafonómicos sufridos por cráneos se han traducido en endocráneos naturales, cuando la cavidad endocraneal se ha llenado con la matriz del sedimento donde se ha incorporado, y estos sedimentos solidifican adoptando la forma de aquello que lo contiene (Falk, 1987), como en el caso del famoso niño de Taung (*Australopithecus africanus*), publicado por Raymond Dart en 1925, MLD 37/38 (*A. africanus*), publicada también por R. Dart en 1959 (Neubauer *et al.* 2004), Sts 60 (*A. africanus*) publicado por Broom y Schepers en 1946 o SK 1585 por Holloway en 1972 (Falk 1980) (ver figura 1.5.).

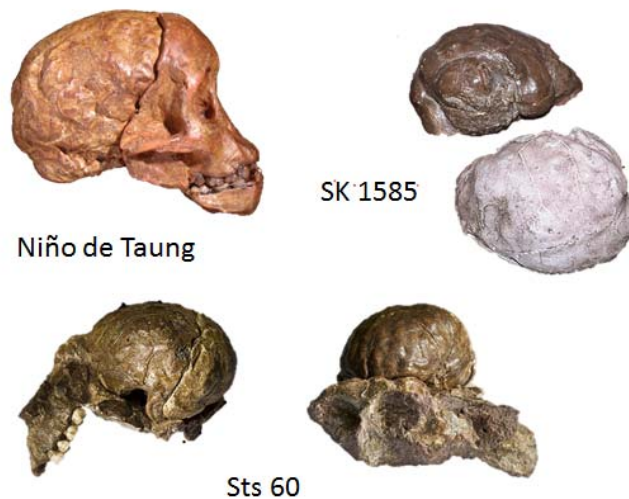


Figura 1.5. Algunos moldes endocraneales naturales del registro fósil humano.

Por ello, los primeros investigadores que se dedicaron al estudio de la evolución del cerebro, extraían la superficie interna del cráneo sobre moldes que ellos mismos preparaban, usando látex y escayola entre otros productos. Finalmente en las últimas décadas, el desarrollo de técnicas informáticas ha permitido la obtención de los moldes endocraneales de manera virtual (ver figura 1.6.). (Esta información se ve ampliada más adelante en los capítulos 3 y 6).

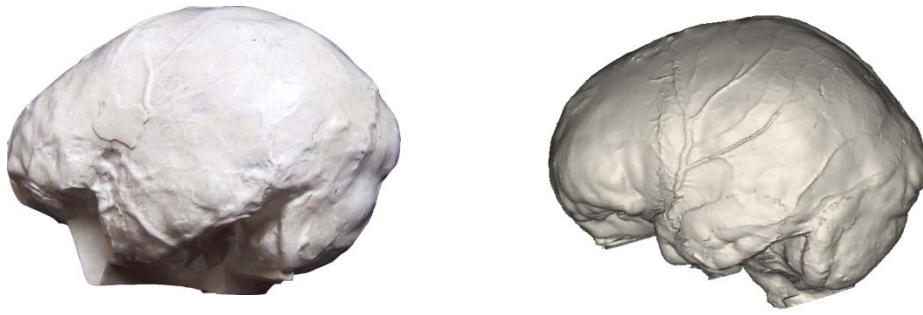


Figura 1.6. Izquierda: Molde endocraneal de escayola. Reconstrucción física. La Ferrassie 1 (*Homo neanderthalensis*). Derecha: Molde endocraneal 3D. Reconstrucción virtual. Humano moderno (*Homo sapiens*)

1.3. Antecedentes.

1.3.1. Un poco de Historia.

La paleoneurología como ciencia moderna, fue fundada por **Johanna Gabriele Otilie Edinger** (1897-1967) (figura 1.7. izquierda), más conocida como Tilly Edinger en la década de los años 1920s. Nacida en Alemania, hija de un físico y pionero en el campo de la neurología comparada, *Ludwig Edinger*, Tilly se doctoró en paleontología por la Universidad de Frankfurt en 1921. Durante su doctorado tuvo la oportunidad de estudiar un molde cerebral natural de un reptil marino Mesozoico. A partir de ese momento, coleccionó y reanalizó material que había sido previamente publicado y distribuido alrededor del mundo, y lo recopiló en un libro llamado *Die fossilen Gehirne* (Los cerebros fósiles) hacia 1929, donde formalmente se definió este nuevo campo de estudio (*Buchholtz & Seyfarth, 2001*).

Tras ella, un estudiante de su padre, llamado **Cornelius Ubbo Ariëns Kappers** (1877-1946) (figura 1.7. centro), estuvo dedicado a la neurología comparada de vertebrados inferiores cuando entró a colaborar en el laboratorio de T. Edinger en 1906. Pero años más tarde, cuando conoció al **Profesor Grafton Elliot Smith** y su trabajo, aplicado en su mayor parte a estudios antropológicos, también dedicaría parte de sus esfuerzos al estudio de algunos cerebros fósiles humanos.

Con el tiempo y su gran conocimiento, **Cornelius Ubbo Ariëns Kappers** llegó a ser el Primer director del "Netherlands Central Institute for Brain Research". (Buchholtz & Seyfarth, 2001)

El Profesor **Grafton Elliot Smith** (1871-1937) (figura 1.7. derecha), se doctoró en Medicina en 1895 en la Universidad de Sydney. Desarrolló interés en la anatomía del cerebro de los mamíferos, con especial atracción hacia el cerebro humano. Catalogó y estudió la colección de cerebros humanos del **Royal College of Surgeons**. Conoció a **Robert Broom** (físico y paleoantropólogo), quien le facilitó algún material de estudio más. Comenzó entonces a estudiar paleontología, para poder interpretar los resultados de su investigación, centrada en la evolución y organización del cerebro. Conoció a **Arthur Keith** (anatomista y antropólogo) y en su interés por la Paleoantropología se vio envuelto en el asunto del fraude de "Piltdown Man".

Modificó los planes de estudio de la Anatomía, introduciendo anatomía de la superficie, anatomía radiológica (fue el primero en usar rayos X para estudiar momias egipcias) y sesiones de anatomía clínica (Todd, 1937; Wilson, 1936; Keith, 1938). Ver también: *Sir Grafton Elliot Smith, F.R.S. Nature 139, 57-60 (9 January 1937)*



Figura 1.7. Izquierda: Johanna Gabriele Ottilie Edinger. Centro: Cornelius Ubbo Ariëns Kappers. Derecha: Grafton Elliot Smith

Más recientes son los trabajos de **Harry J. Jerison (1925-)** que comenzó sus estudios dentro de la paleoneurología de la mano de Tilly Edinger. Consiguió su doctorado en el año 1954 en la Universidad de Chicago, en la disciplina de Psicología- Ciencias Biológicas. Ha tratado de incorporar los datos fósiles dentro de esquemas evolutivos.

Su trabajo expresa su preocupación por la relación alométrica entre el tamaño cerebral-tamaño corporal y el papel de la encefalización en el desarrollo de la mente. Sus estudios se basan sobre todo en el tamaño del cerebro para interpretar los datos evolutivos de los cerebros fósiles. A él le debemos la fórmula del Cociente de encefalización más utilizada:

$$CE = \text{Peso del cerebro} / 0,12(\text{Peso del cuerpo})^{0,67}. \quad (\text{Jerison, 1973, 1982})$$

También otros autores contemporáneos han servido de orientación a mi trabajo, y muchos de sus datos y conclusiones, han sido usados para el desarrollo de esta tesis, y en relación a esto, para mi propia formación.

Una gran cantidad de textos de Ralph Holloway, Philip Lieberman, Dean Falk, Dominique Grimaud-Hervé y Emiliano Bruner entre otros, han sido continuamente consultados y pueden ser localizados a lo largo de las siguientes páginas.

1.3.2. Otros Nombres Importantes

La paleoneurología se ha nutrido como ciencia, de los estudios, resultados y conocimientos obtenidos por muchos otros investigadores, que dedicados a diversas ramas de estudio relacionadas con el complejo órgano que es el cerebro, cedieron en el pasado los conocimientos obtenidos a partir de profundos análisis de la estructura, tanto morfológica como funcional de este órgano. La localización de las funciones cerebrales, por ejemplo, ha dejado la huella de científicos relevantes como Broca, Brodmann o Wernicke, cuyos nombres han quedado para siempre asociados a la anatomía cerebral.

Pero primero vamos a hacer referencia a una pseudociencia cuya doctrina se basaba en la localización de las funciones cerebrales por medio de la observación empírica de la forma del cráneo. Aunque actualmente no se considera una ciencia, debido a la injustificación de algunas de sus ideas, fue un comienzo para muchos de los estudios que posteriormente se han llevado a cabo en el análisis de los endocráneos, como han sido el cociente de encefalización o la estrecha relación que existe entre el desarrollo del cerebro y el cráneo.

Introducción

Esta pseudociencia es conocida como **Frenología**, y fue fundada por el anatomista austriaco **Franz Josef Gall** (1758- 1828) ((figura 1.8. izquierda), a principios del siglo XIX. Mantiene que la localización funcional pone en correlación las variaciones del carácter con las variaciones de los signos externos craneológicos.

La validez de su metodología depende de tres conjeturas decisivas: que el tamaño y la forma del cráneo refleja el tamaño y la forma de las partes subyacentes del cerebro, que las capacidades mentales eran innatas y fijas y que el relativo nivel de desarrollo de una capacidad innata era un reflejo del tamaño del órgano cerebral heredado. Sobre estos supuestos, la correlación observada entre una capacidad particular bien desarrollada y un área particularmente prominente del cráneo puede ser interpretada como evidencia de la localización cerebral de esa capacidad en la parte correlativa del cerebro.

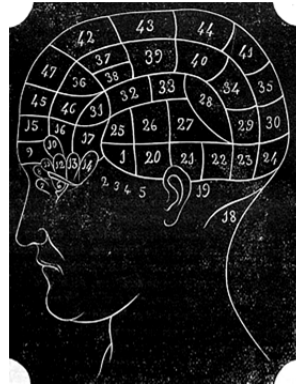


Figura 1.8. Izquierda: Franz Josef Gall. Derecha: Áreas en las que era dividido el cerebro en la Frenología.

Para la Frenología también la expresión de la cara, además de la configuración de la cabeza, ayudarían a deducir inclinaciones, talentos, carácter y movimientos en el ánimo. Por lo tanto, Frenología y Fisonomía van de la mano.

Mariano Cubí i Soler (1801-1875), el propagador de la Frenología en España, en su libro del año 1853 “**La frenología y sus glorias: lecciones de frenología, ilustradas con profusión de auténticos retratos y otros diseños por el propagador de la frenología en España**” la define como Sistema de Filosofía Mental, y es considerada como materia de instinto (por la observación, opinión, conjetura... juicios a priori) y materia de ciencia (todo va encadenado a una causa).

En todas las épocas, filósofos y naturalistas han atribuido a determinadas causas cefálicas o encefálicas, las manifestaciones mentales con el fin de fundar sobre la filosofía cerebral un sistema de doctrina psicológica. Preocupados por la mente humana, compararon la masa cerebral humana con los animales, como medida de inteligencia. Observaron para su desaliento, que en la ballena y el elefante, era mayor.

George Cuvier (1769-1832), naturalista francés, dedujo que para ver la “cantidad mental” habría que comparar el volumen del cerebro con el tamaño del cuerpo. Observaron con decepción, que en gorriones, algunos monos y otros animales, era mayor que en el hombre. Compararon entonces el volumen del cerebro con la cantidad de nervios. También el hombre quedaba en desventaja...

Éstos fueron algunos intentos para buscar la relación existente entre el tamaño cerebral y la inteligencia que destacaría al hombre sobre el resto de los animales en siglos pasados. No lo lograron.

Pero muchos años más tarde, **Jerison** (1973), **Eisenberg** (1981), **Martin** (1981, 1990), **Ruff & Walker** (1993), **Ruff, Trinkaus & Holliday** (1997), **Smith** (1996), **McHenry & Coffing**, (2000), etc... han logrado mediante complejas fórmulas matemáticas determinar los coeficientes de encefalización, y calcular así los cocientes de encefalización en diversos grupos de primates.

Ya se hablará de este tema en profundidad más adelante, pero ahora brevemente diremos que el Cociente de encefalización, sirve para escalar el tamaño del cerebro y el tamaño del cuerpo (Elton, Bishop & Wood, 2001), y establece la relación alométrica entre el volumen cerebral y el tamaño corporal (Vrba, 1998).

Obviamente es un método que presenta limitaciones (Smith 1996) en el estudio de especies extintas debido a las dificultades de obtener valores de masa corporales seguros para muchos ejemplares fósiles (Elton *et al.*, 2001), y los resultados dependen de la base de datos que se haya usado para hacer el cálculo (amplio grupo de mamíferos, primates o sólo humanos) (Holloway *et al.*, 2009).

Para finalizar con algunos estudios a los que dio lugar la Frenología, cabe citar la reflexión que hizo **Gall** acerca de que la parte externa de la cabeza no era sino el tegumento o la caja huesosa de la interna, y que era preciso averiguar si le correspondía en tamaño y forma a la otra.

Se consagró a la disección del encéfalo, y comprobó de una manera que no permite duda, que el encéfalo es un órgano complejo, y que corresponde a la configuración de la parte externa del cráneo.

1.3.2.1. Otros nombres propios que han quedado relacionados con el estudio del cerebro.

➡ **Paul Broca** (1824-1880) (figura 1.10. izquierda),

Cirujano y antropólogo francés nacido en Sainte-Foy-la-Grande. Estudió medicina en París, donde dio clases de patología quirúrgica. Especializado en el campo de la investigación cerebral, fue reputado investigador médico, en especial por su descubrimiento en 1861 del centro del habla en el lado izquierdo de la región frontal del cerebro, conocido como **área o circunvolución de Broca** denominado así por David Ferrier (1843-1928), y por su trabajo sobre la *aphémie*, renombrado posteriormente *afasia* por Armand Trousseau (1801-1867).

La afasia motora puede producirse por lesión de la circunvolución de Broca o tercera circunvolución frontal inferior del cerebro. Concluyó que la integridad de la circunvolución frontal izquierda era responsable y necesaria para articular el habla. También fue pionero en el estudio de la antropología física. Fundó la Sociedad Antropológica de París en 1859, la Revue d'Anthropologie en 1872, y la Escuela de Antropología de París en 1876. Fuentes: Sherwood *et al.*, (2003); Amunts *et al.*, (2003); Grodzinsky & Santi, (2008)

➡ **Carl Wernicke** (1848-1904) (figura 1.10. centro),

Nació en Polonia. Interesado en psiquiatría, se dedicó a la anatomía y neuropatología. Estudió Medicina en la Universidad de Breslau y se doctoró en 1870. Uno de sus logros fue establecer la afasia sensorial como entidad clínica situando la lesión en la parte posterior del lóbulo temporal (primera circunvolución temporal izquierda), y cuya principal evidencia era la pérdida de la comprensión verbal o auditiva. A él le debemos su localización y denominación como **área de Wernicke**.

También formuló una teoría general sobre la afasia que proponía la relación entre cada uno de los componentes del lenguaje y un área cerebral determinada. Según él, la afasia afectaba sólo al lenguaje aunque pudieran presentarse determinados síntomas asociados. Fuentes: Department of Neurology, The University of Illinois at Chicago <http://www.uic.edu/depts/mcne/founders/page0101.html>. José L. Fresquet. Instituto de Historia de la Ciencia y Documentación (Universidad de Valencia - CSIC) <http://www.historiadelamedicina.org/wernicke.html>.

➡ **Korbinian Brodmann** (1868-1918) (figura 1.10. derecha),

Estudió medicina en Munich, Würzburg, Berlín y Freiburg, donde recibió su título en 1895. Trabajó como Asistente en la Clínica Neurológica en Alexanderbad, entonces dirigida por Oskar Vogt (Físico y Neurólogo alemán). Bajo su influencia, Brodmann decidió concentrarse en neurología y psiquiatría. Realizó su Doctorado en Leipzig en 1898 con una tesis sobre un tipo de esclerosis crónica. Trabajó en el Asilo Mental Municipal en Frankfurt de 1900 a 1901, donde conoció a **Alois Alzheimer**, quien le inspiró interés en problemas neuroanatómicos que ocuparon a partir de ese momento su carrera científica. De 1901 a 1910, Brodmann trabajó junto a Oskar Vogt en el Laboratorio Neurobiológico en Berlín, donde realizó sus famosos estudios sobre citoarquitectura comparada del córtex en mamíferos.

Sus principales resultados fueron publicados entre 1903 y 1908. De ellos, los más importantes fueron los referentes a la localización histológica en el córtex cerebral humano, con especial énfasis en una cuestión importante en la época: las diferencias en el cerebro de las distintas razas humanas. La localización cortical de Brodmann (figura 1.9.), se basa en la subdivisión en áreas con estructura celular y laminar similar. En el hombre, distinguió 47 áreas que denominó con números. Comparó la localización del córtex humano con otros mamíferos, incluyendo primates.

Métodos experimentales modernos han apoyado esta localización cortical, tanto anatómica como funcional. Fuentes: Department of Neurology, The University of Illinois at Chicago. <http://www.uic.edu/depts/mcne/founders/page0014.html>. Prof. Dr. Laurence Garey for the IBRO - International Brain Research Organisation.

<http://www.korbinian-brodmann.de>

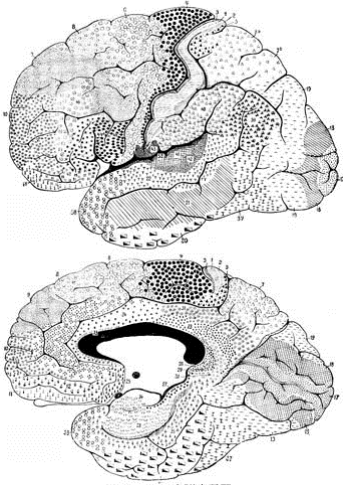


Figura 1.9. Áreas citoarquitectónicas de **Brodmann** en el cerebro humano.

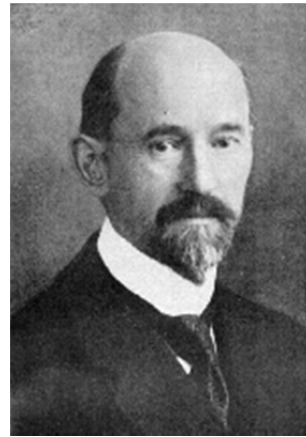


Figura 1.10. Izquierda: Paul Broca. Centro: Carl Wernicke. Derecha: Korbinian Brodmann

1.4. La paleoneurología actual.

Antropología virtual

El descubrimiento de los rayos X, y su primera aplicación sobre humanos en noviembre de 1895 por **Wilhelm Conrad Röntgen** (figura 1.11. izquierda), abrió a la medicina un mundo de ventajas, sobre todo en cirugía, ya que se podían obtener imágenes de los huesos de un paciente con vida, y detectar así lesiones como fracturas o dislocaciones (Van Tiggelen, 2001).

En este momento, el concepto del origen evolutivo de la especie humana, como la teoría de que el hombre y los grandes simios compartían un ancestro común en el pasado, era bien aceptada entre los científicos (Zonneveld, Spoor & Wind, 1989). Poco después del descubrimiento de los rayos X, a finales del siglo XIX, la radiografía comenzó a ser utilizada en el estudio de los nuevos homínidos fósiles encontrados, como los restos del Neandertal de Krapina en Yugoslavia y la mandíbula de Mauer en Alemania.

Al principio, la radiografía fue principalmente usada para el análisis de las raíces de los dientes en el interior de la mandíbula, pero después se aplicó también en cráneos completos para visualizar la pneumatización, como en los *Homo erectus* encontrados en China entre los años 1920-1930 (Zonneveld *et al.*, 1989).

Tras el uso y conocimiento de esta técnica de adquisición de imagen, en 1922 el dermatólogo francés André Bocage desarrolló un nuevo método revolucionario denominado Tomografía, que permitía realizar cortes transversales de un órgano a cualquier profundidad (Van Tiggelen, 2001).

Este nuevo método, podía solventar algunas de las limitaciones que la radiografía presentaba, como el estudio de un fósil con matriz endurecida en su interior. Sin embargo, el progreso tecnológico más importante llegó con el uso de los ordenadores para descodificar mensajes militares encriptados, desde las fuerzas armadas japonesas y alemanas en la Segunda Guerra Mundial. Esto rápidamente se usó en numerosas aplicaciones, tanto militares como civiles.

La tomografía axial computarizada por tanto, se logró basándose en los principios de la tomografía, descubierta en la Primera Guerra Mundial y el poder de los ordenadores, desarrollados en la Segunda Guerra Mundial.

El mayor progreso de la tomografía axial computarizada, se dio a finales de la década de los 70 gracias a **Allan M. Cormack** y **Godfrey Hounsfield**, (figura 1.11. centro y derecha), que lograron el Premio Nobel de Medicina por ello en el año 1979 (Van Tiggelen, 2001; Doyon *et al.*, 1995). A partir de ese momento, pasó a ser una herramienta muy útil en el estudio de los homínidos fósiles (Zonneveld *et al.*, 1989).



Figura 1.11. Izquierda: Wilhelm Conrad Röntgen. Centro: Allan M. Cormack. Derecha: Godfrey Hounsfield

A mediados de los años 80, algunos investigadores comenzaron a aplicar los nuevos avances en tomografía computarizada en 2D y 3D para observar el interior de los cráneos fósiles (Laitman, 2004) y gracias a ellos, en la actualidad el potencial de estudio que conocemos de los fósiles con la aplicación de la tomografía y el análisis tridimensional es tan elevado, que permite realizar múltiples análisis de las regiones endocraneales, así como reconstrucción de los moldes cerebrales, reconstitución de cráneos incompletos y manipulación virtual del fósil, que además de incrementar las posibilidades de estudio, van a proteger la integridad de los fósiles y preservan su estado de conservación.

Para más información, véase:

Poza-Rey, Eva Maria & Arsuaga, Juan Luis. 2011. Development and applications of the computed tomography in the study of the human fossil crania. *In* Computational Paleontology. A.M.T. Elewa, ed. Chapter 7. Pp. 111-145: Springer.

1.5. Introducción a la Neurología.

1.5.1. Las meninges

El encéfalo es uno de los componentes del sistema nervioso central, junto a la médula espinal. Se halla protegido en la cavidad craneal, y está rodeado por unas membranas que lo protegen, las meninges. Éstas son tres: la duramadre, la aracnoides y la piamadre (figura 1.12.).

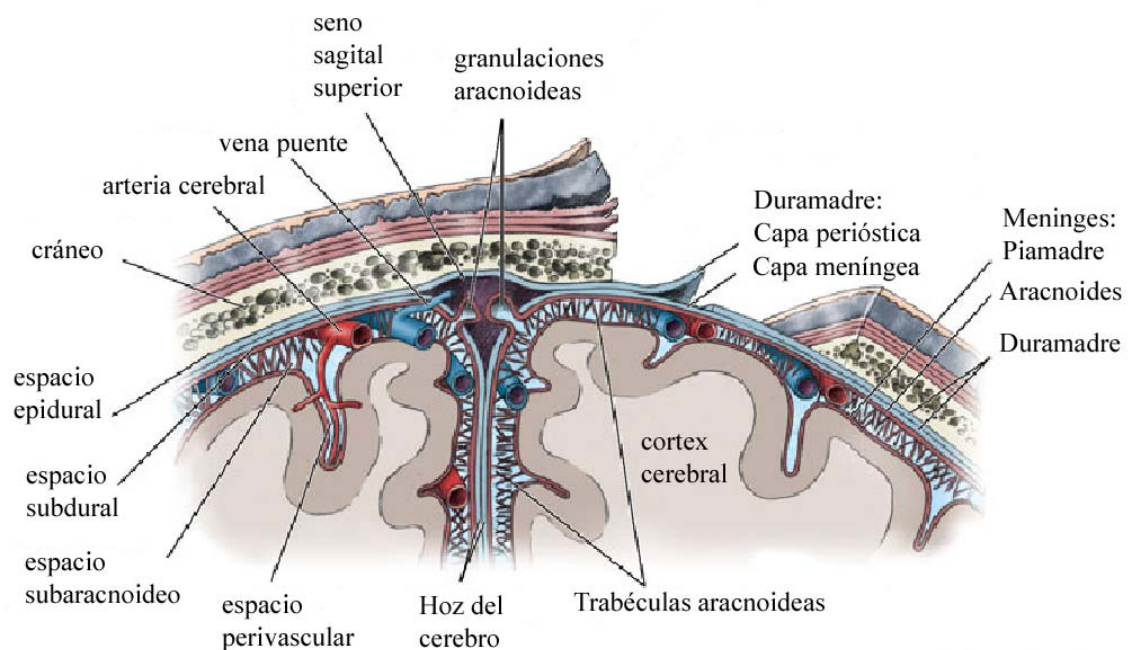


Figura 1.12. Las meninges. Modificado de Blumenfeld: Neuroanatomy through Clinical Cases, Sinauer Assoc. Inc, 2002. , p 122.

La **Duramadre** es la capa más externa, y está en contacto directo con la pared interna del cráneo. Es gruesa y densa, y se adhiere a la superficie interna del hueso formando el periostio interno. Contiene los vasos sanguíneos que lo suministran. De ella nacen unos tabiques muy fuertes que van a separar el cerebro y el cerebelo, y posteriormente a cada uno de ellos en dos hemisferios. Estos tabiques son la hoz del cerebro, la hoz del cerebelo y la tienda del cerebelo (figura 1.13.).

Introducción

La hoz del cerebro se ancla en la *crista galli*, pasando por la cresta frontal hasta la protuberancia occipital interna, donde ya se convierte en la tienda del cerebelo, extendiéndose a ambos lados. La hoz del cerebro se proyecta en la fosa craneana posterior, convirtiéndose en la hoz del cerebelo.

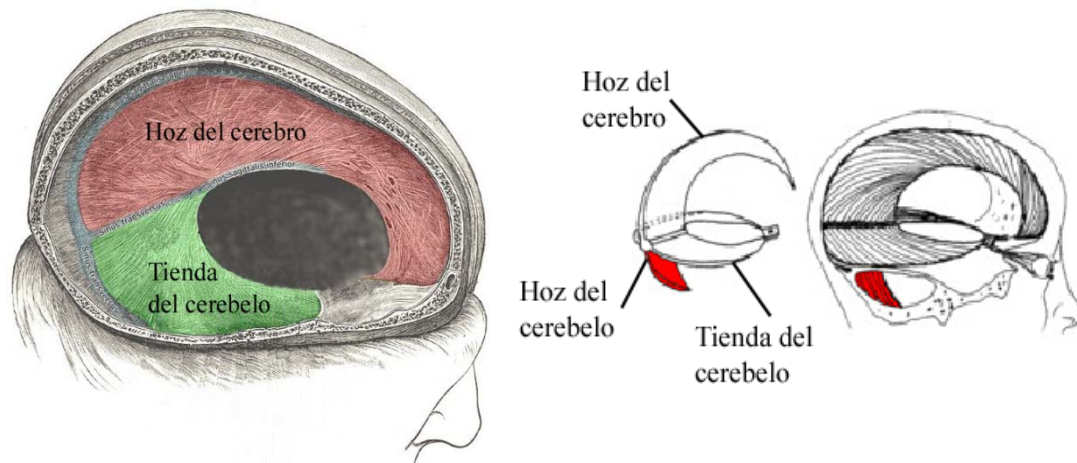


Figura 1.13. Hoz del cerebro y hoz y tienda del cerebelo. Izquierda: Modificado de Gray's Anatomy. Derecha: Fuente (modificado): <http://quizlet.com/>

Algunos estudios han probado que otra de las funciones de estas estructuras es la de servir de apoyo y sujeción del cerebro, soportando los cambios de tamaño a lo largo del proceso evolutivo y los cambios gravitacionales que surgieron con la postura bípeda (Jeffery, 2002).

La **Aracnoides**, es una membrana muy fina y delicada. Separada de la duramadre por el espacio subdural (que contiene líquido de naturaleza similar a la linfa) y de la piamadre por el espacio subaracnoideo (lleno de fluido cerebro-espinal). En esta membrana se van a formar las glándulas o cuerpos de Pacchioni, que son pequeñas vesículas de color blanquecino que en su desarrollo, perforan la duramadre, absorbiendo el hueso para alojarse en pequeñas depresiones de la tabla interna del cráneo. Se cree que su función es ser el medio por el cual el exceso de fluido cerebro-espinal es liberado, cuando su cantidad se ve incrementada más de lo normal. No se encuentran en la infancia, encontrándose generalmente a partir del séptimo año e incrementándose según avanza en edad.

Por último, la **Piamadre**, la más interna y en íntimo contacto con el cerebro, es una membrana vascular, que rodea con una multitud de pequeños vasos, la materia gris de las circunvoluciones de los hemisferios cerebrales, extendiéndose perpendicularmente hacia el interior de la sustancia cerebral. En el cerebelo la membrana es más delicada y los vasos más cortos.

1.5.2. Desarrollo del Cerebro.

El cerebro, junto con el cerebelo forma parte del encéfalo, y es una porción del eje cerebro-espinal que está contenido en la cavidad craneal. Se divide en cinco partes, que se corresponden con las cinco vesículas cerebrales secundarias en las que se constituye el cerebro durante los primeros estadios del período de vida embrionario (figura 1.14.):

- 1) Los dos hemisferios cerebrales. Formados a partir de la región anterior del prosencéfalo, que se corresponde con el telencéfalo, dando lugar al protencéfalo o cerebro anterior.
- 2) El cerebro interno. Formado a partir de la región posterior del prosencéfalo, que se corresponde con el diencéfalo, dando lugar al talamencéfalo o cerebro intermedio.
- 3) El cerebro medio. Formado por el mesencéfalo.
- 4) Los puentes de Varolio y cerebelo. Formados por una región del rombencéfalo que da lugar al metencéfalo o cerebro posterior.
- 5) La médula oblongada o bulbo raquídeo. Formado por una región del rombencéfalo que da lugar al mielencéfalo o cerebro terminal.

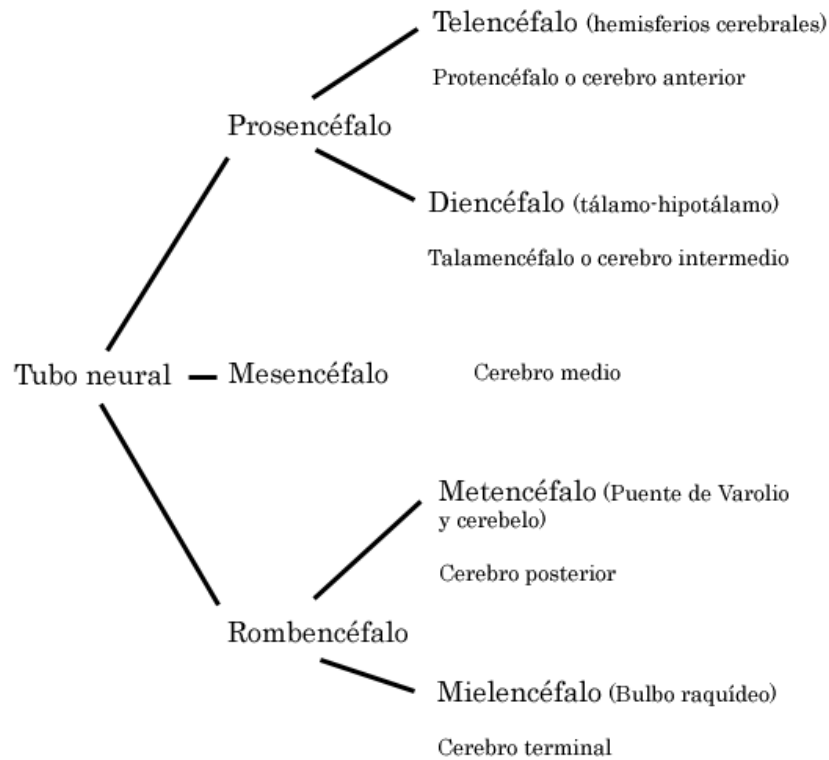


Figura 1.14. Esquema del desarrollo embrionario del cerebro.

Durante el desarrollo, el córtex (la capa de tejido nervioso que cubre la superficie de los hemisferios cerebrales) aumenta notablemente su superficie. A medida que se va desarrollando, empieza a rodear al diencefalo, tomando la forma de una C.

En primer lugar, se produce un aumento de la superficie del lóbulo parietal, seguido por el del lóbulo frontal. A continuación la corteza empieza a extenderse posterior e inferiormente, formando los lóbulos occipital y temporal.

Dado que la cavidad craneal no aumenta de tamaño proporcionalmente al aumento de la superficie cortical, esta ampliación va acompañada por una fuerte invaginación. Sólo alrededor de un tercio de la corteza cerebral queda expuesta al exterior, encontrándose el resto dentro de las circunvoluciones y surcos.

El molde endocraneal, representa la morfología de aquellas porciones del encéfalo más externas, es decir, de ese tercio de la corteza cerebral que queda expuesto al exterior, ya que son las únicas regiones cerebrales en contacto directo con la pared interna del cráneo.

Fundamentalmente en la paleoneurología, se considera el estudio de las marcas dejadas por los hemisferios cerebrales y el cerebelo.

1.5.3. Anatomía del Cerebro

En el molde endocraneal queda una representación de la superficie del cerebro y del cerebelo. Para poder ubicar y definir las áreas, surcos y circunvoluciones para realizar su estudio, se hace necesario el conocimiento tanto de las regiones en las que se organizan el cerebro y cerebelo (figuras 1.15. y 1.16.), como de las marcas que normalmente quedan impresas en la superficie endocraneal.

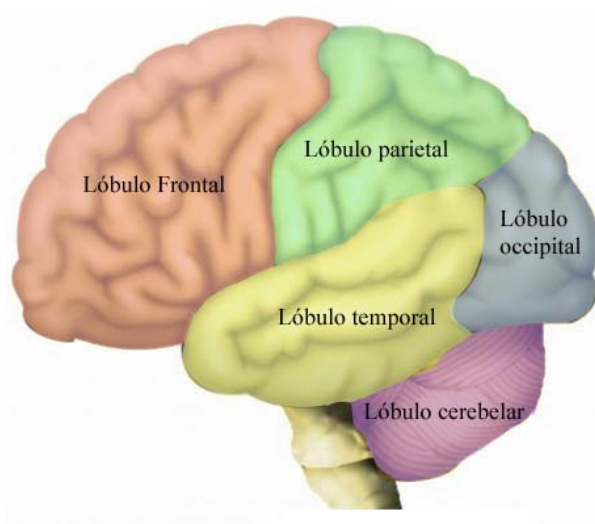


Figura 1.15. Lóbulos que componen cerebro y cerebelo.

Introducción

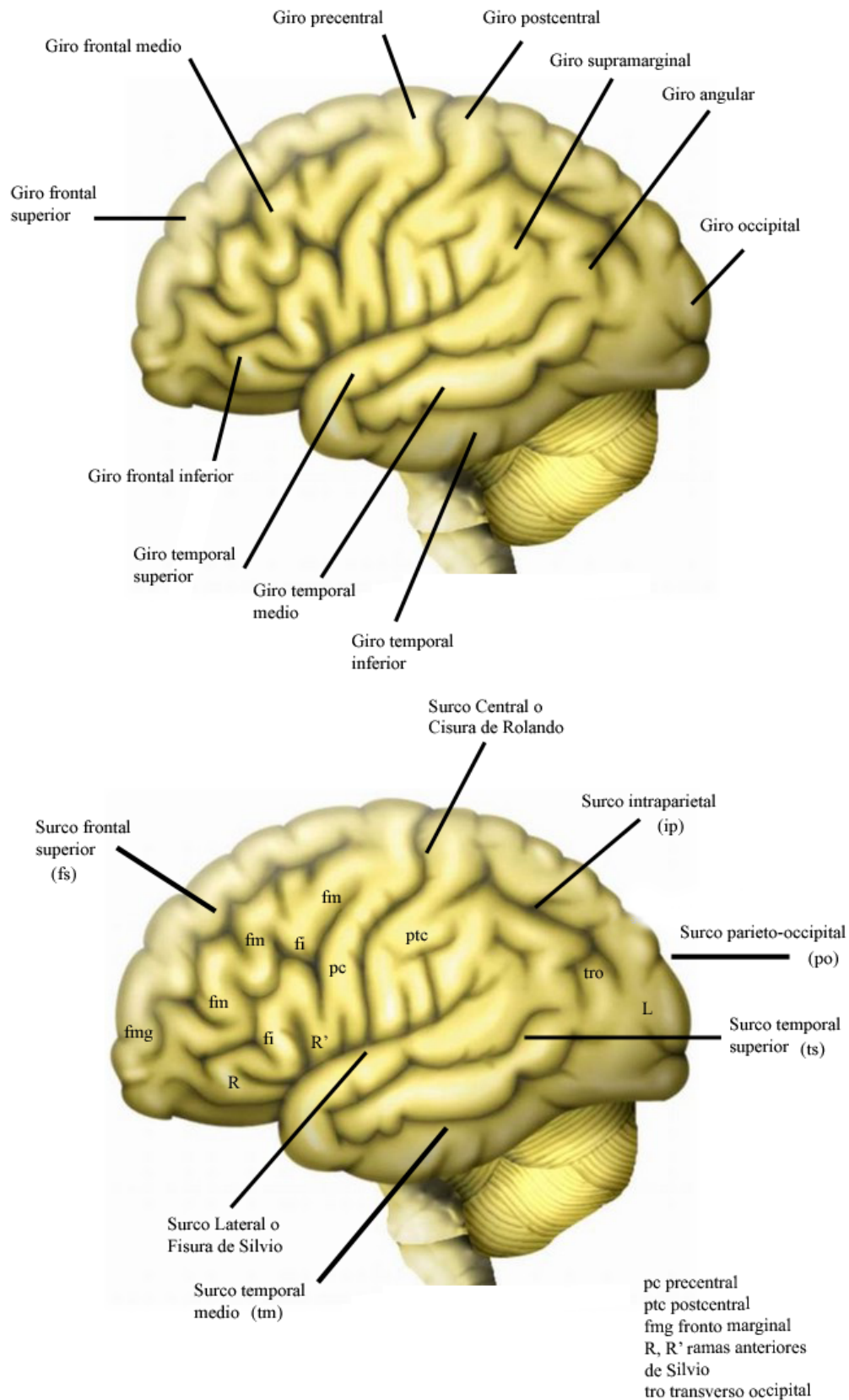


Figura 1.16. Circunvoluciones (Giros) y surcos principales del cerebro, que pueden ser detectados en el molde endocraneal.

1.5.4. Relación del cerebro con el molde endocraneal.

En el análisis de los moldes endocraneales hay un hecho que sorprende, y es la enorme diferencia en la representación de las marcas que dejan los surcos y las circunvoluciones, tanto a nivel intraindividual en la superficie de un mismo molde, donde algunas áreas muestran una mayor representación de dichas improntas (ej. los lóbulos frontales), como a nivel interindividual, ya que en algunos individuos apenas sí se aprecian marcas, mientras que en otros su definición está clara y resulta más fácil.



Figura 1.17. Izquierda: Figura n° 319 de Connolly (1950). Cerebro de un individuo Negro de 30 años de edad y de sexo femenino. Derecha: Figura n° 320 de Connolly (1950). Molde endocraneal correspondiente al cerebro de la figura 319.

Como ya se apuntó previamente, Falk (1987) concreta que los homínidos más modernos con cerebros grandes, reproducen menos detalles que aquellos homínidos más primitivos cuyos cerebros son más pequeños. Además, los endocráneos de cerebros infantiles y juveniles muestran también marcas más nítidas de las circunvoluciones que aquellos de individuos adultos y seniles.

¿A qué es debida esta diferencia?

El cerebro, además de las meninges y del sistema vascular meníngeo que lo rodean, está protegido por un líquido alojado en el espacio subaracnoideo, y que se conoce con el nombre de ***Fluido cerebro-espinal***.

Varía en cantidad, siendo más abundante en las personas de mayor edad. Probablemente una de sus funciones sea la de dar protección mecánica a los centros nerviosos, y prevenir los efectos de las conmociones cerebrales y golpes recibidos del exterior (Gray, 1995).

Si tenemos en cuenta (como considera Connolly, 1950) la ley de Pascal, que dice que *“el incremento de presión aplicado (por el cerebro en desarrollo) a una superficie de un fluido incompresible (líquido), contenido en un recipiente indeformable (cráneo), se transmite con el mismo valor a cada una de las partes del mismo”*, entonces la presión ejercida por el desarrollo del cerebro en su crecimiento, se transmitiría por igual a toda la superficie endocraneal, gracias al fluido cerebro-espinal.

El cerebro en individuos más juveniles, está en plena expansión hasta los 10 años aproximadamente. Esta explosión en su desarrollo, explicaría la intensidad de las marcas dejadas por las circunvoluciones cerebrales en las paredes internas del cráneo, en individuos infantiles. Una vez que el individuo se va haciendo adulto, la presión intracraneal por el desarrollo cerebral disminuye, reduciendo consigo las marcas endocraneales.

Pero como podemos apreciar en algunos moldes endocraneales, la presión no se transmite igual en toda la superficie, y prueba de ello es la diferencia aparente de las impresiones cerebrales que encontramos entre regiones de un mismo endocráneo.

Endocranealmente, hay otros factores que entran en juego (Connolly, 1950):

- la gravedad, que trae al cerebro más cerca de la base del cráneo,
- la presión del pulso intracraneal (latidos del cerebro),
- la limitación de movimientos del cerebro flotando como un semi-sólido en un líquido.

1.6. El desarrollo del cerebro humano

¿tendencia evolutiva o cambios al azar?

Una tendencia evolutiva puede definirse como un cambio direccional (es decir, que se desarrolla hacia una dirección) dentro de un único linaje; o un cambio paralelo en varios linajes, que acaban mostrando un resultado similar. Para considerarlo tendencia, no puede ser una fluctuación aleatoria, sino un cambio gradual continuado.

Para más información consultar: http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/evo_54

Sitio creado por el University of California Museum of Paleontology con la colaboración de la National Science Foundation (subvención n.º 0096613) y el Howard Hughes Medical Institute (subvención n.º 51003439).

En la evolución humana, el cerebro ha ido incrementando su tamaño desde los primeros homínidos hasta la única especie actual.

Relacionado con este incremento de tamaño, se han asociado entre otras cosas, el desarrollo de la tecnología, la complejidad social, o la inteligencia, aunque ésta ha evolucionado muchas veces de manera independiente entre vertebrados. No existe una definición de la inteligencia animal que sea universalmente aceptada. Podría definirse y medirse por la rapidez y éxito en cómo los animales, incluidos los humanos, resuelven problemas para sobrevivir en su ambiente social y natural, que incluyen por ejemplo, problemas relacionados con la alimentación, orientación espacial, relaciones sociales, comunicación intraespecífica (Roth & Dicke, 2005). Sin embargo estas condiciones pueden cambiar considerablemente según el tipo de animal.

Las propiedades del cerebro que se asumen relevantes para la inteligencia, son el tamaño absoluto o relativo del cerebro, córtex, córtex prefrontal y el grado de encefalización. Ya Aristóteles (340 a.C.) consideraba el gran tamaño del cerebro humano como un rasgo diferenciador del hombre respecto de otras especies, y se relaciona de alguna manera con la idea de divinidad que se asociaba al hombre.

Los factores que mejor se correlacionan con la inteligencia son el número de neuronas corticales y la velocidad de la conducción como bases para la capacidad de procesar información. Respecto a eso, los humanos tienen más neuronas corticales que otros mamíferos.

Pero la discusión sobre la relación entre cerebro e inteligencia, no termina dados los resultados de la elevada inteligencia en animales con cerebros relativamente pequeños, como córvidos y perros (Emery & Clayton, 2004; Hare & Tomasello, 2005).

La cuestión llega entonces a cómo relacionar estas supuestas diferencias en la inteligencia con las propiedades cerebrales. Y cuáles de estas propiedades deberíamos comparar, que pueden ser tanto propiedades generales, si asumimos que la evolución de la inteligencia se basa en un incremento de “las capacidades para procesar información”, o pueden ser especialidades de la anatomía o fisiología de cerebros diferentes, si entendemos la inteligencia como un número de adaptaciones especiales a un medio concreto.

Se asume que cerebros grandes son más inteligentes, sin embargo el valor medio de 1,35 kg para el cerebro humano está muy lejos del tamaño de cerebros de otros mamíferos, a pesar de considerarse la criatura más inteligente del planeta. Por tanto, un cerebro más grande por si solo no asegura necesariamente una mayor inteligencia.

Entonces, ¿cómo y dónde reside la responsabilidad de que los humanos hayan sido capaces de desarrollar una tecnología o un lenguaje tan complejo?

Dorus *et al.*, (2004) del Howard Hughes Medical Institute, responden que la complejidad cerebral está asociada a la evolución de un número muy elevado de genes, y que el cerebro humano, es el resultado de un hecho evolutivo excepcional. Concluyen que en la evolución del cerebro humano, probablemente estén implicadas de cientos a miles de mutaciones, en cientos o miles de genes. Dicho trabajo se basó en el estudio de 214 genes, relacionados con el desarrollo del cerebro y de sus funciones en varias especies de mamíferos. Estos genes, evolucionaron más rápido en los humanos que en las otras especies de mamíferos consideradas, y los cambios se difundieron entre la población, provocando una aceleración de la evolución.

El desarrollo cerebral humano, se ha dado en un periodo de tiempo mucho más corto que otros procesos de adquisición de características biológicas, por lo que la tendencia evolutiva se ha visto transformada de golpe.

Para los investigadores de este estudio, la complejidad y el tamaño cerebral en el linaje humano, dieron más oportunidades de supervivencia, y ambos rasgos sufrieron un incremento drástico en la evolución humana.

Por tanto, la inteligencia y desarrollo cognitivo humano responden a una gran cantidad de cambios en unas condiciones de selección intensas.

Un trabajo muy reciente de Mathias *et al.*, (2012), indica que mutaciones en un grupo de genes del cromosoma 11 (relacionados con la conversión de ácidos grasos poliinsaturados de origen vegetal en ácidos poliinsaturados), permitieron un incremento del cerebro humano hace alrededor de 85 000 años, y este hecho trajo asociado un cambio en la complejidad y las funciones cerebrales. Relacionan estas modificaciones con la gran expansión Africana del *Homo sapiens*.

Las adaptaciones, una vez alcanzadas, tienden a mantenerse.

El cerebro concretamente, tiende a tener un tamaño similar en diferentes individuos dentro de una misma especie, aunque en esta haya diferencias en el tamaño corporal. Solo bajo presiones de selección extraordinarias como las que acompañan la invasión de nuevas zonas adaptativas, es donde apreciamos principales cambios en la configuración externa del cerebro y su organización (Jerison, 1973).

La mayoría de los cambios que el cerebro ha experimentado a lo largo de su evolución, quedan recogidos en tres ideas importantes que se vuelven a retomar a lo largo de esta tesis.

- ~ **Encefalización.** Relación tamaño cerebro-tamaño corporal.
- ~ **Alometría.** Relación tamaño cerebro-Forma del cerebro.
- ~ **Asimetrías.** Diferencias en el tamaño y forma en los distintos componentes del cerebro que tienen homólogos.

1.7. Introducción al material de estudio

El yacimiento de La Sima de los Huesos

1.7.1. Contexto geográfico

La Sima de los Huesos es uno de los yacimientos que forma parte del complejo de yacimientos Pleistocenos de la Sierra de Atapuerca. Ésta es una pequeña colina que se extiende de Noroeste a Sudeste en el valle del río Arlanzón, a unos 15 kilómetros al este de la ciudad de Burgos, en la meseta Norte de España (figuras 1.18. y 1.19.).

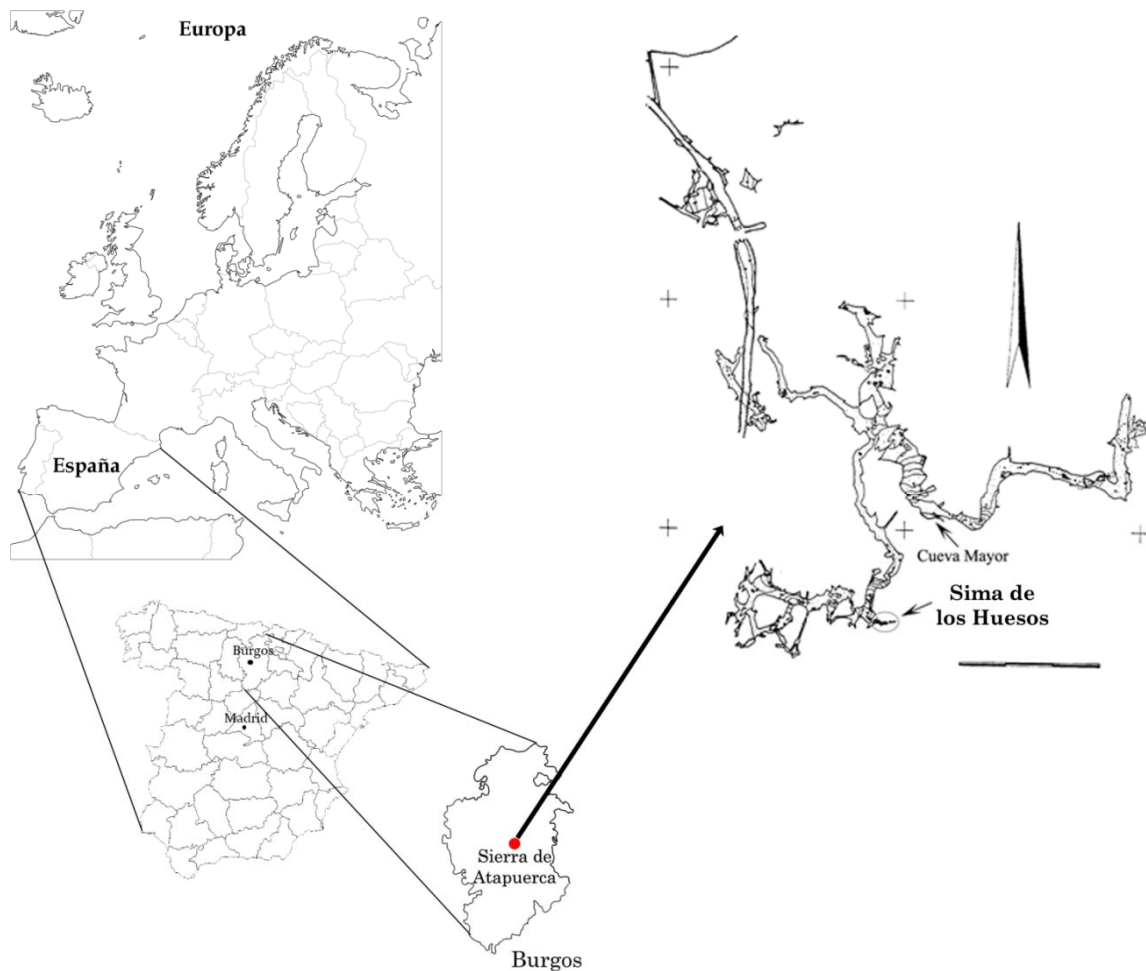


Figura 1.18. Localización geográfica de la Sierra de Atapuerca.

Representación del complejo kárstico de los yacimientos en el interior de la Sierra por G. E. Edelweiss (Arsuaga, 1997a)

Con una altura de 1079 metros, desde ella se domina la salida al Duero del corredor de la Bureba. Este pasillo geográfico conecta la cuenca del Ebro con la del Duero, entre la Sierra de la Demanda, al Sur, y las estribaciones de la Cordillera Cantábrica, al Norte.



Figura 1.19. Localización de la Sierra de Atapuerca en el corredor estratégico que comunica las cuencas del Duero y del Ebro (Cervera *et al.*, 1998)

Una situación estratégica que ha contribuido a que esta pequeña cresta haya sido siempre un punto de encuentro y de paso (Cervera *et al.*, 1998).

El interior de la Sierra de Atapuerca, está formado por un gran complejo kárstico (figura 1.21.), que conecta entre sí todas las cavidades que se localizan en la *Trinchera del Ferrocarril* (figura 1.20.)-llamado así por ser el corte o trinchera que se realizó atravesando la sierra, para permitir el paso de un ferrocarril que llevaría hulla y hierro procedente de la Sierra de la Demanda hacia el País Vasco en el siglo XIX- y las situadas en la *Cueva Mayor*, que sería una de las entradas actuales a dicho complejo kárstico, junto con la Cueva del Silo.

El yacimiento de La Sima de los Huesos, se halla localizado en el interior del complejo formado por los subsistemas Cueva Mayor-Cueva del Silo y se sitúa a unos 500 metros de la entrada actual de la Cueva Mayor (donde se encuentra el yacimiento conocido como El Portalón) bajando una sima vertical de 13 metros de profundidad (Arsuaga *et al.*, 1997a).



Figura 1.20. Vista aérea de la *Trinchera del Ferrocarril* con la localización de los yacimientos.

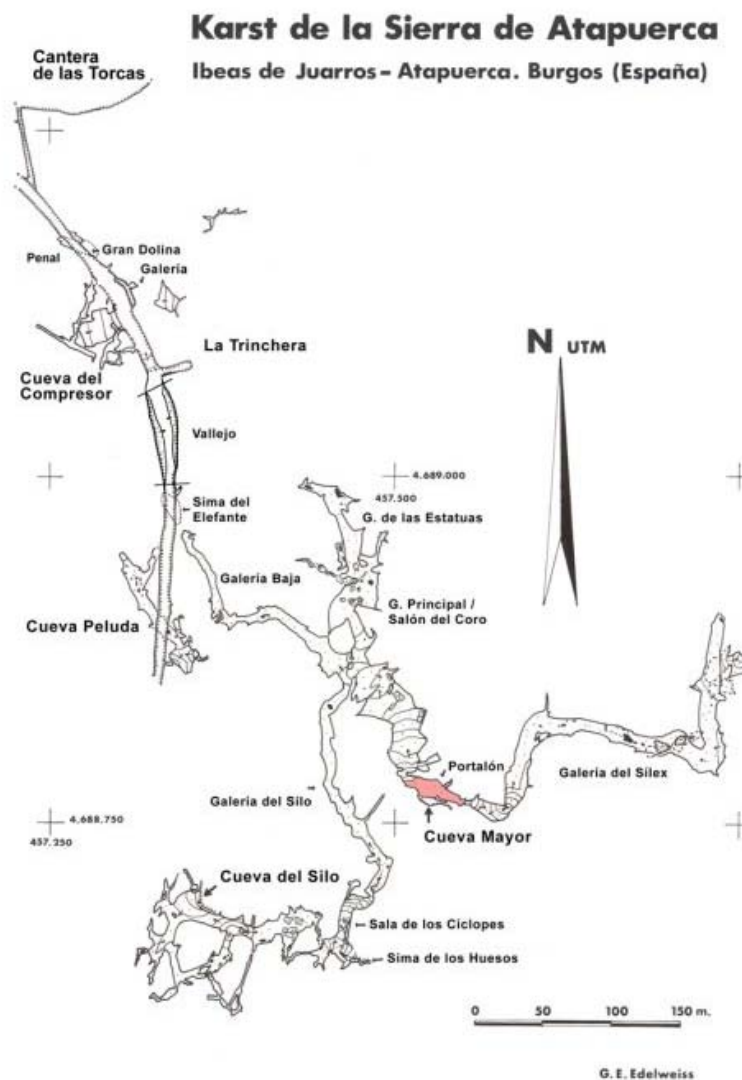


Figura 1.21. Plano del sistema de cuevas de la Sierra de Atapuerca (por G. E. Edelweiss) Arsuaga (1997a)

1.7.2. Contexto geocronológico

Los primeros trabajos sobre la datación del yacimiento en el año 1997, daban una edad aproximada para la entrada de los fósiles humanos en torno a 350 000 años (Bischoff *et al.*, 1997). En los trabajos llevados a cabo en el año 2007, se utilizó una nueva técnica mejorada sobre la Espectrometría de Masas de Ionización Termal previamente usada en sus anteriores trabajos, consiguiendo así una mayor sensibilidad y precisión analítica que ha dado como resultado una nueva datación, con una cronología más antigua que la que se tenía hasta el momento (Bischoff *et al.*, 2007). Esta nueva cronología, confirmaría una edad mínima del relleno donde se encuentran los fósiles de La Sima de los Huesos alrededor de 530 000 años.

El resultado más reciente que tenemos sobre las dataciones de este yacimiento realizadas con series de Uranio, dan una cronología en torno a los 430 000 años, lo que sitúa la formación del yacimiento y por tanto la edad de los fósiles en el Pleistoceno medio-medio europeo (Arsuaga *et al.*, 2014 ver figura 1.22.)

Es interesante destacar que durante el amplio período del Pleistoceno medio se conoce una extensa ocupación humana en Europa, Asia y África. Por lo tanto, es importante poner en relación los fósiles humanos de La Sima de los Huesos con otros restos y grupos humanos contemporáneos.

Francia, Italia, Alemania, Inglaterra, Grecia o Hungría son algunos de los países europeos que cuentan con yacimientos del Pleistoceno medio con fósiles humanos (figura 1.23.). Pero también en Asia hay restos fósiles contemporáneos, como son los yacimientos de las localidades de Lantian, Hexian, Nanjing, Sambungmacan, Zhoukoudian... y en África donde encontramos restos fósiles en las localidades de Bodo, Broken Hill, Ndutu, Tighénif, Salé...

A pesar de la gran cantidad y dispersión de los fósiles humanos durante el Pleistoceno medio en Eurasia y África, y a pesar de las diferencias que se encuentran en muchos de esos fósiles cuando se comparan, la mayoría han sido agrupados dentro de una misma especie (*Homo heidelbergensis* o pre-neandertales).

Introducción

Se hace por ello imprescindible tanto la revisión de las cronologías como estudios en profundidad del material, para redefinir especies o recolocar algunos de esos fósiles en grupos donde sus rasgos encajen con una mejor definición.

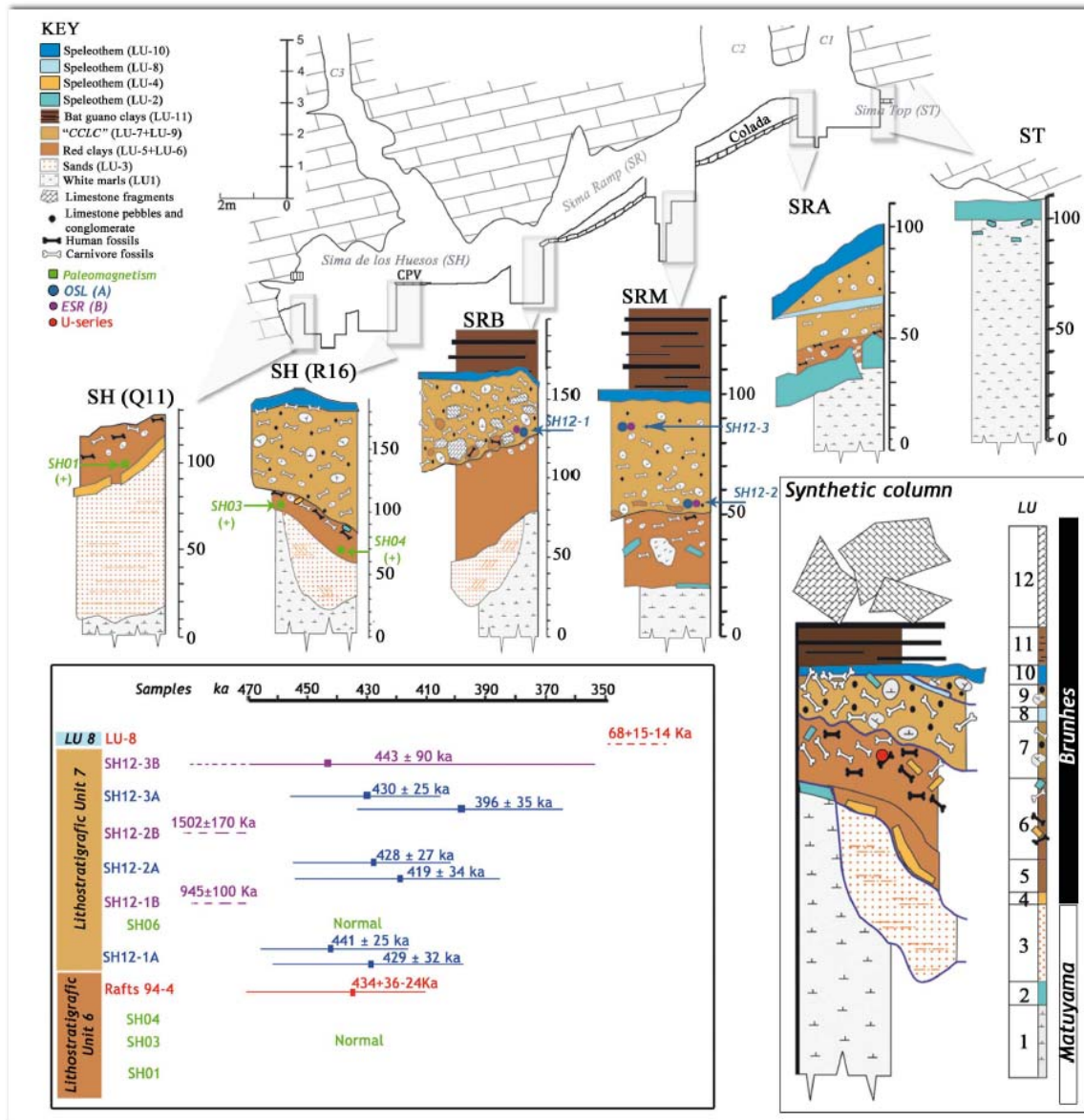


Figura 1.22. La Sima de los Huesos y las columnas estratigráficas de las diversas zonas de estudio. Resumen de las dataciones por series de Uranio. (Arsuaga *et al.*, 2014)



Figura 1.23. Algunos yacimientos europeos con fósiles humanos en el Pleistoceno medio.

1.8. Material de estudio

1.8.1. Introducción

En el año 1993, fueron publicados los tres primeros cráneos del yacimiento de La Sima de los Huesos en la revista científica de gran impacto *Nature* (Arsuaga *et al.*, 1993).

Con una cronología de más de 300 000 años facilitada en ese momento mediante comunicación personal por James Bischoff (geocronólogo), y que se publicó en un trabajo posterior (Bischoff *et al.*, 1997), estos individuos se situaron cronológicamente en el Pleistoceno medio.

Introducción

Según los autores, la muestra craneal analizada en ese trabajo encajaría en el grupo de *Homo sapiens* arcaico, con diferencias frente a los *Homo erectus* de Asia. Concluyen con la idea de que esta población, parece documentar un estadio temprano en la evolución de los Neandertales.

En un trabajo posterior, y tras haber hallado nuevos restos craneales, Arsuaga *et al.*, (1997) confirman la relación evolutiva de la población de La Sima de los Huesos con los Neandertales, incluyéndolos en la especie *Homo heidelbergensis* por su proximidad cronológica, y exponen la problemática del origen, desarrollo y relaciones evolutivas de los Neandertales con otros ejemplares del Pleistoceno medio.

En una publicación muy reciente sobre el material de La Sima de los Huesos, se analizó el ADN mitocondrial del fémur XIII de la colección de este yacimiento. Meyer *et al.*, (2013) determinan una secuencia casi completa del genoma mitocondrial de un homínido de La Sima de los Huesos y demuestran que está estrechamente relacionado con el linaje que conduce al genoma mitocondrial de los Denisovanos, un grupo de Eurasia oriental considerado hermano de los Neandertales (figura 1.24.).

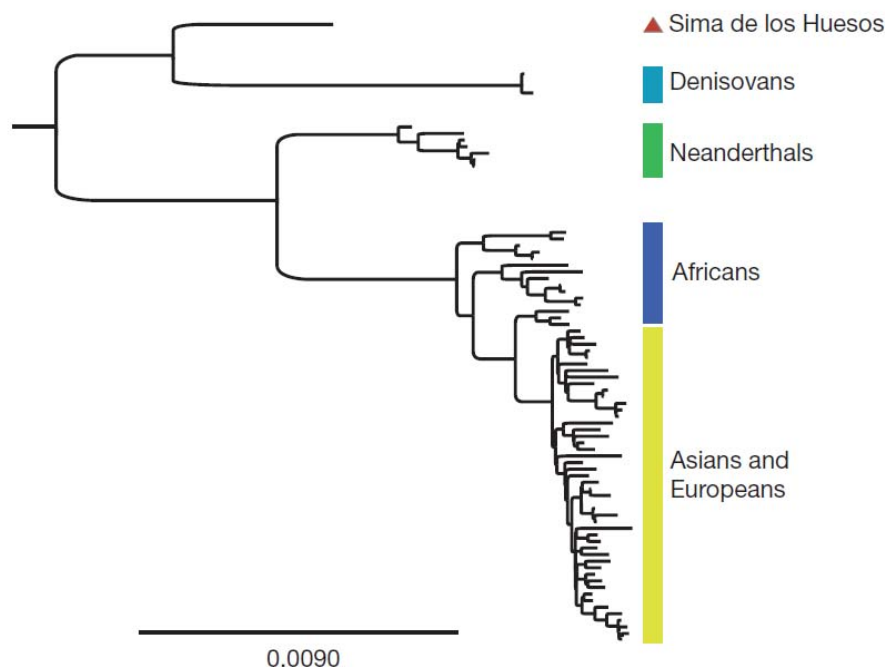


Figura 1.24. Árbol filogenético bayesiano de las relaciones mitocondriales de los homínidos basado en la secuencia del ADN mitocondrial de La Sima de los Huesos (Meyer *et al.*, 2013)

A pesar de la evidencia genética, como bien incluyen Meyer *et al.* (2013), *los restos esqueléticos de esta colección comparten un número de rasgos morfológicos con otros fósiles clasificados dentro de la especie Homo heidelbergensis*, y también muestran rasgos derivados Neandertales diferentes (Martínez & Arsuaga, 1997; Martínón-Torres *et al.*, 2012; Stringer, 2012).

Por último, el más reciente trabajo publicado sobre el material de este yacimiento (Arsuaga *et al.*, 2014), concluye que los homínidos de La Sima de los Huesos, mostrarían en la dentición, mandíbulas, región glenoidea y en el esqueleto facial rasgos característicos de los neandertales, mientras que en la bóveda craneal faltarían aún especializaciones neandertales. Como aseguran los autores, este patrón en mosaico se ajusta a la predicción del **modelo de acreción** para la primera etapa de la evolución del linaje Neandertal.

1.8.2. Situación filogenética de los humanos de La Sima de los Huesos.

A lo largo de los últimos años se han considerado a los homínidos de La Sima de los Huesos dentro de la especie *Homo heidelbergensis*, (una especie que acoge individuos del Pleistoceno medio europeo que no encajan aún en *Homo neanderthalensis*), pero las diferencias que se aprecian entre los humanos de La Sima de los Huesos y otros individuos de esta especie, sobre todo el holotipo, y las similitudes que muestran con los neandertales y que no aparecen en muchos individuos de la especie *Homo heidelbergensis*, hacen que consideremos a los individuos de La Sima de los Huesos como un grupo humano diferente a la especie *Homo heidelbergensis*.

Para entender mejor lo que representan los fósiles de La Sima de los Huesos a nivel filogenético, se presentan a continuación las posibilidades filogenéticas propuestas para las especies del Pleistoceno medio en Europa, África y Asia. (Figura 1.25.).

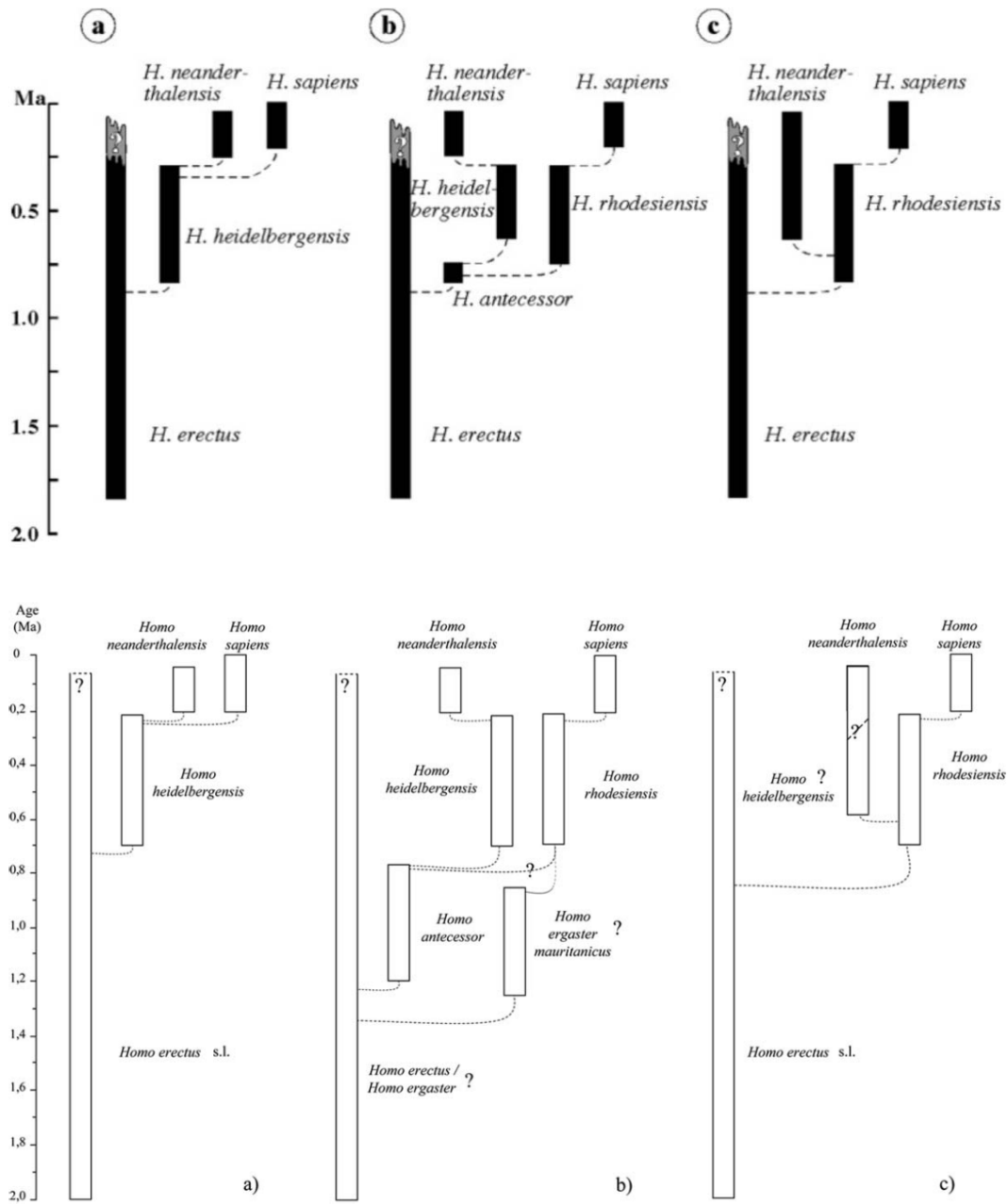


Figura 1.25. Árboles filogenéticos propuestos para las especies del Pleistoceno medio. Superior (Rightmire, 2008). Inferior (Mounier, 2012).

- ✓ (a). Por un lado sitúan a la especie *Homo heidelbergensis* como descendiente de *Homo erectus* y siendo ancestro común tanto de Neandertales como de humanos modernos.

Esta idea se conoce como la **hipótesis del taxón afro-europeo**, y abarca ejemplares de África, Europa y Asia (Rightmire, 2008)

Mounier (2012) indica además que *se encuentran autapomorfias en los H. erectus de Asia, y por eso los excluye del linaje evolutivo que lleva a los humanos anatómicamente modernos y Neandertales. Los Homo erectus de África (que luego serán Homo ergaster), habrían colonizado Asia, y posteriormente dan origen a Homo heidelbergensis, que será el ancestro común de Homo sapiens en África y Neandertales en Europa.*

Arsuaga *et al.*, (1997) ya indicaban que algunos autores como Braüer (1984), Stringer (1983a, 1983b, 1985), Stringer & McKie (1996) y Rightmire (1996) apoyan esta hipótesis, unificando los ejemplares europeos y africanos del Pleistoceno medio en la especie *Homo heidelbergensis*, como el grupo base de origen de ambos grupos, *Homo sapiens* y Neandertales, incluyendo en algunos casos hasta ejemplares de Asia.

- ✓ (b). Por otro lado, se considera *Homo heidelbergensis* descendiente de *Homo antecessor* que evoluciona a su vez desde *Homo erectus*.

Homo heidelbergensis sería entonces cronoespecie del linaje Neandertal restringido a Europa, mientras que en África *Homo rhodesiensis* será el ancestro de *Homo sapiens* (Rightmire, 2008).

Esta es la **Hipótesis Europea**. Separa fósiles africanos y europeos del Pleistoceno medio en dos líneas diferentes. Los europeos se recogen bajo el nombre de *Homo heidelbergensis* y los africanos bajo el nombre *Homo rhodesiensis*.

Según Mounier (2012): *esta hipótesis apoya la idea de una “especie indígena” en Europa, y los fósiles de La Sima de los Huesos encajarían en ella, al compartir semejanzas morfológicas con los Neandertales. Además, el rango estimado para su edad, 350-600 kys sería la base opcional como inicio del linaje Neandertal en Europa. Debido a las similitudes morfológicas de La Sima de los Huesos con otros ejemplares del Pleistoceno medio en Europa, se permite el uso de *Homo heidelbergensis* para describir esta asociación de fósiles.*

Para Arsuaga *et al.*, (1997), ambas líneas (Neandertales y humanos modernos) tendrían un ancestro común anterior al Pleistoceno medio, y estaría en la especie *Homo antecessor*. Varios años después, Mounier (2012) introduce un nuevo nombre en este árbol de la genealogía humana, el *Homo ergaster mauritanicus*, por la aparición de fósiles de esta especie en el norte de África en el Pleistoceno medio y propone la posibilidad de que sean ellos el origen de la especie *Homo rhodesiensis* que da lugar a los humanos modernos, estableciendo por tanto una separación de ambos linajes mucho más anterior.

- ✓ (c). Por último, la hipótesis donde ni siquiera se reconoce *Homo heidelbergensis* como una especie propia dentro del linaje europeo, dando así a entender una evolución temprana de los Neandertales. *Homo rhodesiensis* sería la especie de la que evolucionan todos los homínidos posteriores.

En África, *Homo rhodesiensis* fue el antecedente de los humanos modernos mientras que en Europa aparecería pronto en el Pleistoceno medio el linaje Neanderthal, siguiendo para algunos autores el llamado **modelo de adición o acreción** (Rightmire, 2008), que justifica la separación en dos linajes, europeo y africano, basándose en la acumulación gradual de caracteres derivados (Mounier, 2012).

Como muestran Arsuaga *et al.*, (1997), Stringer (1991) indica que el linaje Neandertal puede tener un origen profundo en el Pleistoceno medio, y Vandermeersch (1985) incluye ejemplares del Pleistoceno medio europeo, desde los más antiguos a los más modernos dentro del clado Neandertal, excluyendo africanos y Asiáticos de cualquier relación con los Neandertales. Además Hublin (1988, 1996) que también considera todos los ejemplares del Pleistoceno medio europeo en relación con los Neandertales, indica la fecha de 400-500 kys como el comienzo de su Historia evolutiva como linaje.

Por tanto, como explica Mounier (2012), *Homo heidelbergensis* quedaría integrada en *Homo neanderthalensis*, como fase temprana del linaje Neandertal y los ejemplares de La Sima de los Huesos, quedarían por tanto incluidos aquí simplemente como un estadio temprano en el linaje Neandertal, idea que fue apoyada por Stringer (1993).

Como hemos visto en el trabajo de Arsuaga *et al.*, (2014), en efecto se incluye a los individuos de La Sima de los Huesos como la fase temprana del linaje Neandertal, pero quedarían excluidos de la mezcla de ejemplares que forman actualmente parte de *Homo heidelbergensis*.

* El **modelo de acreción** (*Accretion model*) de la evolución de los Neandertales, especifica que este grupo de homínidos del Pleistoceno final evolucionó por aislamiento genético parcial o completo del resto de la humanidad a través de una acumulación gradual de rasgos morfológicos distintivos en las poblaciones europeas. Los Neandertales son morfológicamente diferentes de sus contemporáneos y de las poblaciones humanas posteriores. (Dean *et al.*, 1998; Hawks & Wolpoff, 2001).

1.9. Importancia del estudio de los moldes endocraneales de La Sima de los Huesos.

Los endocráneos de este yacimiento son interesantes por varios aspectos que hay que tener en cuenta:

- Contamos con un número elevado de individuos, pertenecientes a una misma población, y este aspecto ya permite realizar una amplia variedad de estudios, en los que se introduce un componente **intrapoblacional**.
- Dentro de la población de estudio, hay individuos con tamaños y formas cerebrales muy diferentes, y el análisis de estas divergencias, nos habla del patrón alométrico que afecta al conjunto endocraneal en esta especie.
- Además, la muestra se compone de ejemplares en distintas edades de desarrollo, que permitirán algún estudio sobre el desarrollo en este conjunto de humanos, y comprenden un rango de volúmenes encefálicos amplio, con los valores extremos de las capacidades cerebrales del Pleistoceno medio.

- Todos estos factores van a incrementar el conocimiento de los grupos humanos que habitaban Europa durante el Pleistoceno medio (en comparación con la especie *Homo heidelbergensis*, tanto de su propio desarrollo como de las relaciones evolutivas que se establecen con otras especies pertenecientes a su mismo linaje, el neandertal, o con aquellas que se han desarrollado en caminos paralelos o divergentes, introduciendo así un componente **interpoblacional**.
- Además de los estudios evolutivos, nos interesa conocer las características biológicas que muestran cada uno de los individuos que analizamos en este trabajo, y así tratar de comprender y dar explicación acerca de su modo de vida y comportamiento.

1.9.1. Estudios previos

Martínez & Arsuaga (1985) y Gracia (1989), son los primeros trabajos realizados sobre el material de La Sima de los Huesos donde se analizan los restos endocraneales hasta ese momento disponibles.

En estas publicaciones, se realiza un estudio detallado de las impresiones endocraneales de varios fragmentos. En el año 1985, aún no se tenía certeza de poseer entre el material algún resto de hueso frontal, aunque sí de las otras regiones craneales. En dicho trabajo, hacen una descripción bastante precisa de los vasos menígeos medios de todos los fragmentos. En el posterior trabajo de 1989, se incluyen a esas descripciones nuevos fragmentos y asociaciones del material.

- ~ Frontal AT- 200: se indica la existencia de una petalia frontal derecha, que concordaría con el patrón de un diestro.
- ~ Parietal I (AT-17, AT-31A, AT-31B, AT 137A y AT-137B): indica la presencia de un seno de Breschet, algo común en neandertales pero no en humanos modernos, con lo cual su presencia sería el estado apomorfo. El seno occipital pasa hacia el transversal, marcando el surco lateral al nivel del asterion en poblaciones modernas. Esto no es común en neandertales (contrariamente a lo que dice De Lumley, 1973) ni en otros fósiles del Pleistoceno medio, incluido este Parietal I, por tanto consideran su presencia como el estado apomórfico.

- ~ Cráneo 2 (AT-36, AT-18, AT-33, AT-61, AT-126, AT-211, AT-76 y AT-66) se describen ampliamente las impresiones cerebrales identificando algunos surcos y giros.
- ~ Cráneo 1 (AT-63, AT-65, AT-86 y AT-122) se describen ampliamente las impresiones cerebrales identificando algunos surcos y giros.
- ~ AT-84 se describen principalmente sus rasgos exocraneales.

Algún trabajo posterior como Arsuaga *et al.*, (1997), ha ayudado a incrementar los datos y la información que este yacimiento nos da acerca de la evolución del cerebro. En él, se destaca el área de Broca, como una región notable en los cerebros de La Sima de los Huesos. Se habla de la no presencia del surco lateral en el parietal, a la altura de la región asteriónica en los ejemplares de La Sima de los Huesos. Comentan la presencia de seno Occipito-Marginal en dos ejemplares de este yacimiento y la presencia del seno de Breschet en el Cráneo 8.

En una publicación más reciente de Arsuaga *et al.*, (2001), los autores exponen la medición de los volúmenes endocraneales de tres ejemplares de la población de La Sima de los Huesos. Usando tres métodos diferentes para el cálculo de volúmenes (medición directa con semillas de mijo, tomografía computerizada y reconstrucción 3D, y volumen por inmersión de estereolitografías) se obtuvieron valores semejantes, que confirman que la técnica topográfica es válida y fiable.

En Poza-Rey & Arsuaga (2009), se hace una descripción de los rasgos generales del endocráneo del individuo craneal 5 de La Sima de los Huesos, y se exponen grandes diferencias entre éste ejemplar considerado entonces *Homo heidelbergensis* europeo y Kabwe, *Homo rhodesiensis* considerado *Homo heidelbergensis* africano por algunos autores (Rightmire, 1988; Schwartz et Tattersall, 1996; Bookstein *et al.*, 1999).

Hasta el momento, los últimos trabajos donde se considera algún endocráneo de La Sima de los Huesos, es en Gracia *et al.*, (2009), donde se observa cómo queda afectado el endocráneo del cráneo 14, debido a la craneosinostosis sufrida por el individuo, y Arsuaga *et al.*, (2014) donde se explica el protocolo de estimación de los volúmenes encefálicos de la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos, proporcionando también los valores estimados.

Algunos investigadores externos al equipo de La Sima de los Huesos, han podido usar los datos de los endocráneos más completos del yacimiento, como material comparativo para sus trabajos de investigación como Conroy *et al.*, (2000b); Bruner (2002), Bruner *et al.*, (2003) o Rightmire (2004).

1.10. Breve revisión de algunos moldes endocraneales del registro fósil humano previamente estudiados.

Australopithecus

- *Australopithecus africanus*.

El niño de Taung: El molde endocraneal del Niño de Taung, como se conoce comúnmente a este ejemplar, llamó enseguida la atención de Raymond Dart, a pesar de encontrarse junto a otro molde endocraneal y otros restos fósiles. Por su tamaño y patrón de surcos, similares a chimpancés y gorilas, se dio cuenta de que pertenecía a un antropoideo, y no a un simio cercopitécido. Es evidente una mayor proporción relativa de cerebro frente a cerebelo que la vista en gorilas. No presenta el típico aplastamiento pre- y post- Rolandico que es característico de antropoideos vivos, sino que tiene un contorno bien redondeado, y según apunta Dart, señalaría un desarrollo simétrico y equilibrado de las facultades de memoria asociativa y actividad inteligente. Esto significa que ya habría alcanzado algunas funciones y rasgos más avanzados a diferencia de los antropoideos.

Detecta varios surcos en una disposición simiesca, pero concretamente el surco lunado, se ve más posteriormente localizado que en los antropoideos, es decir, en una posición más humana, desplazado hacia el polo occipital por un abultamiento de la zona de asociación de las áreas parieto-temporo-occipital. Este hecho habría tenido un importante efecto sobre la visión estereoscópica, afectando directamente a los sentidos de la visión, tacto y oído. Para Dart, veían, escuchaban y tomaban los objetos con un mayor significado y propósito a como lo hacen los simios recientes. Este ejemplar, formaría parte de un stock pre-humano con rasgos diferenciadores que no aparecen en ningún stock antropoideo. Y no sería por tanto una forma ancestral a los antropoideos actuales. Lo considera *man-like ape*, y propone una nueva familia para acomodar los grupos que presentan estos rasgos, *Homo-simiadae* con la primera especie conocida *A. Africanus*.

Puntualiza además que sólo el incremento de su poder cerebral habría hecho posible su existencia en un medio con tantas adversidades.

Posterioros estudios de este ejemplar, han resultado en interesantes y profundas discusiones entre los investigadores. La localización del surco lunado en este ejemplar, ha sido objeto de debate entre Ralph Holloway y Dean Falk, que han publicado diversos artículos tratando de mostrar su particular visión.

Ralph Holloway opina como Dart, apreciando un surco lunado posterior, en una disposición más humana, donde las áreas del lenguaje podrían haberse visto incrementadas. Contraria a esta visión, Dean Falk aprecia en Taung y otros australopitecos, un surco lunado en una posición similar a los chimpancés.

Otra área de debate ha sido las estimaciones del volumen endocraneal de este individuo. Una primera estimación la realizó Holloway (1970) obteniendo 405 cc para el estadio inmaduro y 440 cc para el estadio adulto. Más reciente es la estimación de Falk & Clarke (2007) tras una reconstrucción (una parte física y otra virtual) del ejemplar, obteniendo 382 cc para el estadio inmaduro y 390 cc para el adulto. La reconstrucción consta primero de la reconstitución de algunas partes perdidas sobre todo en el lado derecho (el más completo). A partir de ella, y calculando la línea media sagital, se crea la imagen especular del lado derecho y se obtiene un endocráneo más completo. Una serie de discusiones y réplicas se han dado entre Holloway-Broadfield y Falk- Clarke acerca del protocolo y resultados de estas nuevas estimaciones.

Un reciente estudio de este endocráneo, nos habla de las fontanelas y del desarrollo de estos australopitecos. La edad del niño de Taung se ha calculado entre 3-4 años. Este individuo mantiene un pequeño remanente de la fontanela anterior, y sutura metópica.

En simios, esa sutura metópica se fusiona pronto, pero en humanos, tarda en fusionar y son frecuentes los casos en los que no hay fusión. Es frecuente suturas metópicas sin fusionar en homínidos adultos fósiles gráciles, de entre 3-1.5 m.a., lo que indica según los autores, que el patrón moderno humano de fusión tardía de esta sutura, podría haber sido adaptativa durante la evolución de los primeros homínidos.

Dart, R. (1925); Falk, D. (1989, 2009), Falk & Clarke (2007, 2012), Falk *et al.*, (2012); Holloway *et al.*, (2004), Holloway & Broadfield, (2012).

- *Australopithecus sediba*

Karabo (MH1): Este primer estudio, sitúa al individuo alrededor de los 12-13 años de un niño humano, y cuyo desarrollo cerebral estaría esencialmente completo.

Introducción

El volumen craneal estimado es de 420 cc, y lo sitúan en el límite inferior del espectro de variación de los Australopitecos.

Los autores destacan un cerebro de tamaño primitivo, frente a rasgos más evolucionados que se presentan en las regiones post-craneales. Introducen así la importancia de la reorganización neural a pesar de un pequeño volumen cerebral. El individuo conserva en gran detalle las circunvoluciones, debido según los autores a la exquisita conservación del material y a la edad temprana del individuo a su muerte. Este individuo presenta un mosaico de rasgos primitivos que lo asemejan a otros australopitecos, y otros rasgos más evolucionados, que lo acercan a los humanos modernos.

Tiene petalia frontal derecha, y muestra desarrollo en la región del Área de Broca, de manera diferente a simios y otros australopitecos. Muestra un abultamiento en la región de Broca, que según la Teoría de la morfogénesis neural, representaría estadios tempranos de refuerzo en la interconectividad neural local.

Igualmente sucede en la región del área 10 de Brodmann (en el frontal), asociada con funciones cognitivas superiores. Resumiendo, los autores concluyen que muestra elementos de transición entre *Australopithecus* y *Homo*.

Y destacan: “*This supports the notion that some neural reorganization preceded brain size expansion in the hominin lineage and provides evidence for size-independent morphological change, particularly within the orbitofrontal region, that is more apparent than in previously available fossils.*” Carlson *et al.*, (2011)

Homo

- *Homo georgicus*

Dmanisi. Realizan una extensa y pormenorizada descripción de los rasgos endocraneales. Concluyen por ejemplo que el surco lunado se dispone en una localización observada en los representantes del género *Homo*. Además mantiene una serie de rasgos plesiomorficos que son comunes en los homínidos fósiles del periodo cronológico al que pertenecen. El pico encefálico aparece con una morfología primitiva, similar a los *Homo erectus*. Pero hay otros rasgos derivados presentes en la población actual usada de referencia en el estudio, que aparecen en los individuos de Dmanisi. Concluyen que Dmanisi representaría las primeras poblaciones de *Homo erectus* que empezaron a desarrollarse en Asia, y que se sitúan en el corredor entre Asia y África.

Grimaud-Herve *et al.*, (2006); Grimaud-Herve & Lordkipanidze (2010).

- *Homo floresiensis*

Liang Bua (LB1). Ejemplar tipo de la especie *Homo floresiensis*. Muy controvertido, por sus singulares características. El primer trabajo propone una nueva especie. Indicaría que su relación tamaño cerebral-tamaño corporal escala como un australopitecino, pero su morfología cerebral se parece a un *Homo erectus*. Algunos rasgos además, son consistentes con capacidades para procesamiento cognitivos superiores.

Se descarta que sea un microcéfalo o un pigmeo, y se propone una conexión filogenética con la especie *Homo erectus*, con quien habría compartido un ancestro común de pequeño tamaño tanto corporal como cerebral.

Otro equipo de investigación, lo ha atribuido a un ejemplar patológico de *H. sapiens* afectado por varios tipos de microcefalia primaria y secundaria, Síndrome de Laron y cretinismo.

El último trabajo y más reciente relacionado con este ejemplar, concluye que es prematuro asignar LB1 a una nueva especie de *Homo*, dada la única evidencia craneal disponible. Según los autores, habría datos para sugerir que este ejemplar tenía algún tipo de daño cerebral, que sufría microcefalia secundaria con una discapacidad motora severa y probablemente deficiencia mental.

Brown *et al.*, (2004); Morwood *et al.*, (2004); Falk *et al.*, (2005, 2009); Vannucci *et al.* (2011)

- *Homo erectus*

INDONESIA

Modjokerto: Junto con Dmanisi, podrían ser consideradas las primeras evidencias de dispersión fuera de África. Es un ejemplar infantil de *Homo erectus*. A pesar de que el cráneo presenta deformación, el endocráneo no se ha visto afectado. Analizan las marcas dejadas por las impresiones vasculares, como los senos venosos y vasos menígeos, las impresiones de los surcos y giros de manera detallada en cada lóbulo, y realizan un cálculo del volumen endocraneal a partir de la reconstrucción de las partes perdidas. Las evidencias que relatan en la morfología endocraneal de Modjokerto, sugieren que *Homo erectus* siguió su propia trayectoria de desarrollo cerebral, donde en los primeros estadios habría un importante desarrollo vertical y un redondeamiento cerebral relativo. De esta forma los parietales están relativamente más desarrollados que los de un adulto, y los frontales están redondeados anteriormente. Coqueugniot *et al.*, (2001); Balzeau *et al.*, (2005).

Pithecanthropus erectus (Homo erectus de Trinil & Sangiran): Symington recoge las descripciones de varios endocráneos para hacer su particular reconstrucción del cerebro del hombre primitivo. Es el primero en hacer hincapié en diferenciar entre molde endocraneal y molde cerebral. Symington, (1916)

En esta publicación, nos habla de la primera descripción que se hizo del molde cerebral del *Pithecanthropus erectus* (El Hombre de Java), que fue presentada por el Profesor Eugene Dubois en el Fourth International Congress of Zoology en Cambridge, en Agosto de 1898, y publicada un año después en las Actas del Congreso. La comunicación titulada “Remarks upon the Brain Cast of *Pithecanthropus erectus*”, presenta el análisis de la calota hallada entre 1891-92 en Java.

Describe circunvoluciones y fisuras cerebrales que detecta, exponiendo algunas implicaciones interesantes a nivel evolutivo:

“The intraparietal fissure is only very partially distinct, but seeming to point to a relatively large occipital lobe, an ape-like condition, undoubtedly consequent on a relatively larger development of the sensory centres of the cortex in contrast with smaller areas of association. The most conspicuous feature is the second frontal fissure, as clearly developed as in any human hemisphere. The first frontal fissure is interrupted in different places, a condition common in the apes as well as in man. The important inferior frontal convolution has attained a fair development. I found the area of its exposed superficies equal to half the average area in twelve European hemispheres, but at least double that in the brain of a large chimpanzee or an orang-utan. This seems to indicate that our fossil being possessed already a certain amount of power of speech.”

Aparece alguna reseña a este trabajo también en

~ Eugene Dubois and the ape-man from Java: the history of the first missing link and its discoverer / Bert Theunissen. Dordrecht; Boston: Kluwer Academic Publishers, 1989. 216 p.

Para Symington, le fue imposible poder estudiar ese material, (no había moldes ni fotos), y por tanto examinar las evidencias sobre las que Dubois hizo esas consideraciones tan precisas y firmes de las circunvoluciones de la región anterior del cerebro de *Pithecanthropus*. Connolly en 1950, recoge los datos de algunos trabajos posteriores de Eugene Dubois sobre este mismo ejemplar. Dubois, (1924a, 1924b). Según Connolly, en estos trabajos Dubois llega a la conclusión de que debido a su capacidad craneal y a la naturaleza humana del cerebro, junto a otros rasgos, *Pithecanthropus* debería considerarse miembro de la familia Hominidae.

A pesar de que en el año 1935 Dubois lo compara con un gibón, para Connolly el patrón de surcos del frontal es obviamente humano, y el orbital cap tiene surcos que no se encuentran en ningún otro antropoideo. Dubois, (1935).

Para otras contribuciones de autores como Kappers y Bouman (1939) ver Connolly 1950.

Sambungmacan 3: El análisis comparativo paleoneurológico realizado sobre este endocráneo, muestra que presenta un mosaico de rasgos que son similares a los *Homo erectus* tanto Chinos como Indonesios. Muestra también un alto grado de asimetría caracterizado por una posible petalia frontal derecha-occipital izquierda y marcada asimetría en cap de broca. El lóbulo frontal aparece más redondeado y acortado, a diferencia de los indonesios que son alargados y aplanado.

La anchura máxima del endocráneo se sitúa más superiormente que en otros *erectus* indonesios. Con esta mezcla de rasgos, consideran los autores que presenta una morfología no vista antes en otros homínidos del registro fósil.

Los rasgos modernos que muestra, nos permiten reconocer una nueva dimensión de la variación destacable en los *Homo erectus* de Indonesia. Broadfield *et al.*, (2001).

Ngandong: La monografía fue presentada por Weidenreich en el año 1951, y aporta poco acerca de los caracteres endocraneales. El sistema de fisuras y circunvoluciones está poco desarrollado en estos ejemplares. Realizan moldes internos de la base de dos cráneos.

Más tarde, el Profesor R. Holloway pudo realizar entre los años 1971 y 1972, los moldes endocraneales de los individuos de esta población, gracias a la cortesía del Profesor R. Von Koenigswald. Sus resultados muestran entre otras cosas que los valores de esta población se sitúan entre *Homo erectus* y *Homo neanderthalensis*. Confirma la carencia de surcos y giros. Holloway Indica que en trabajos anteriores, algunos investigadores consideraron estos ejemplares como neandertales. Pero que Weidenreich fue tajante después en confirmar su semejanza con otros *Homo erectus*, y que así lo situarían sus resultados, más cerca de *H. erectus* que de *H. neanderthalensis*.

Weidenreich (1951); Holloway (1980).

CHINA

***Sinanthropus pekinensis* (*Homo erectus* de Zhoukoudian):** Connolly en 1950 recoge la primera descripción que Davidson Black hizo en 1933 del hombre de Pekín. En ella destaca rasgos que lo diferenciarían de *Pithecanthropus*. Connolly indica la importancia que tiene el uso del término Área de Broca, notando que Black habla de la prominencia que representa la circunvolución de Broca, que es el giro frontal inferior, y no el Área de Broca que también comprende las áreas 44 y 45 de Brodmann que serían el pars opercularis y el pars triangularis.

Connolly observa también que Black describe pocas impresiones fisurales, evitando algunas regiones, y siendo muy limitado en las descripciones que hace.

Pero las observaciones de Connolly le permiten interpretar que el patrón de surcos del lóbulo frontal es indudablemente humano. Black, (1933a., 1933 b). Shellshear y Elliot Smith (1934) hicieron una descripción muy completa y detallada de todos los surcos cerebrales que detectaron sobre el molde endocraneal. Pero Connolly discrepa en algunos puntos de su trabajo, al no ser capaz de observar algunos de los rasgos que ellos describen. Shellshear & Smith (1934). Ver también Weidenreich 1936.

Trabajos más recientes son los de Xiuji Wu *et al.*, (2009, 2010)

Hexian: El cráneo fue hallado en el año 1980, y un endocráneo fue reconstruido a partir de él en el año 1982. El volumen endocraneal estimado fue de 1025 cc. En su estudio, se comparó con endocráneos de 8 *Homo erectus* y 31 chinos modernos. Su rango geológico similar a Zhoukoudian, con quienes comparten muchos rasgos que a ambos les diferencian de las poblaciones chinas modernas. Hexian se relaciona morfológica y métricamente más con los fósiles Chinos de Zhoukoudian que con los Indonesios de Java y otros *Homo erectus*. Xiuji Wu *et al.*, (2006)

Nanjing 1: Este individuo tiene una datación de 0.58–0.62 m.a., lo que le sitúa en el Pleistoceno medio, y contemporáneo con la población China de Zhoukoudian. La reconstrucción del endocráneo se hizo a partir de moldes de los fragmentos craneales, y las partes perdidas se reconstruyeron manualmente con plastilina siguiendo la curvatura dada por las porciones existentes.

La capacidad craneal se ha determinado en varios trabajos por desplazamiento de agua, obteniéndose valores de 860 y 876 cc. Algunos de sus rasgos son comunes a otros *Homo erectus*, diferenciándoles de Neandertales y humanos modernos.

El endocráneo de Nanjing 1 muestra rasgos que lo caracterizan, como unas circunvoluciones frontales superiores grandes, que destacan, y una región de Broca fuertemente proyectada. A diferencia de otros *Homo erectus* Chinos, como Hexian y Zhoukoudian, a Nanjing 1 le falta la fuerte proyección posterior de los lóbulos occipitales.

Esto junto con otras diferencias, ilustraría la gran diversidad métrica de los *Homo erectus* Asiáticos. Además, las diferencias entre Nanjing 1 y Zhoukoudian, sugieren un cierto nivel de variación regional en los *Homo erectus* del Este de Asia. Los análisis estadísticos realizados, indican similitudes con KNM-WT 15000, KNM-ER 3883, Sangiran 2 and Hexian, en cuanto a tamaño y forma e ilustra la combinación de lóbulos frontales estrechos, bajos y cortos, con lóbulos posteriores anchos. Muestra una petalia frontal izquierda en anchura. Wu Liu *et al.*, (2005); Wu Xiujie, *et al.*, (2011).

- *Homo heidelbergensis*

Swanscombe: Le Gross Clark, destaca la gran calidad del molde endocraneal obtenido. Y los dibujos realizados por un artista sin el conocimiento anatómico adecuado, representan fehacientemente la apariencia real del molde. Indica en el texto que el molde endocraneal de Swanscombe presenta contornos angulares, que encajan en las formas modernas. También que su polo occipital es redondeado, sin la prominencia característica de los Neandertales, y que su contorno basi-occipital es similar a los moldes de cráneos modernos también. Para el autor, no hay un rasgo del molde endocraneal de Swanscombe que le sirva para diferenciarlo de los moldes modernos.

Hasta el volumen cae en los límites de variación de los cráneos modernos femeninos. Concluye así destacando que el principal punto de interés de este endocráneo es la indicación de que en el Paleolítico inferior, el cerebro humano ya habría adquirido un estatus típico de *Homo sapiens*. Le Gross Clark, (1964)

Reilingen: El endocráneo que se analizó, se produjo a partir de los fragmentos craneales disponibles, usando silicona. Debido a que está muy incompleto, se realizó reconstrucción de varias partes, hechas con plastilina, y modeladas en base a los endocráneos de Spy I, Spy II, y Kabwe. Tras la reconstrucción, el endocráneo se pesó en el aire, luego en el agua, y la resta de ambos valores se toma como el volumen de agua desplazada por el molde endocraneal. Se realizó este proceso 8 veces, obteniéndose mediciones de 1422-1434 ml con un valor medio de 1429 ml aprox. Teniendo en cuenta las variaciones que las partes reconstruidas puedan aportar, se da un valor de 1430 ml \pm 10 ml.

Este endocráneo presenta una gran petalia occipital izquierda. No hay posibilidad de saber si también la muestra en el frontal derecho, pero la evidencia disponible, sería concordante con la hipótesis de destreza diestra. Tiene pocas impresiones de los surcos cerebrales, pero describe la localización de algunos de ellos. No muestran indicaciones de retener ningún patrón primitivo de simio.

Los vasos meníngeos, son relativamente simples, no numerosos y sin anastomosis. El patrón arterial es comparable con *Sinanthropus* 1, Locus L, Omo II and La Ferrassie 1, and most similar to Ehringsdorf. El patrón de los vasos meníngeos de Reilingen es del tipo Iib de Giuffrida-Ruggieri.

El patrón visto en este ejemplar, es compatible con poblaciones de Neandertales y otros *Homo sapiens* “arcaicos”. Dean *et al.*, (1998).

- *Homo neanderthalensis*

La Chapelle-aux-Saints: Para Symington (1916), es importante saber qué nos enseña el molde endocraneal en lo que se refiere al cerebro. Porque aunque no den una respuesta segura sobre el grado de complejidad de las circunvoluciones, si dan una idea del tamaño, la forma y las variaciones en algunas marcas. De la misma forma que hace con *Pithecanthropus erectus*, Symington (1916) recoge también el estudio realizado al individuo neandertal de La Chapelle-aux-Saints, por Boule & Anthony (1911). Puntualiza que estos autores estimaron la capacidad craneal en 1620 c.c., claramente sobre la media de razas modernas civilizadas. Para su estudio lo compararon con moldes de simios antropoideos y varias razas de humanos modernos, y contaron con moldes realizados por el mismo Paul Broca, que los usaba para sus investigaciones de topografía cráneo- cerebral.

A pesar de que su tamaño es 3 veces superior al de cualquier simio antropoideo, y eso ya justificaría el hecho de considerarlo humano, Boule & Anthony (1911) concluyen que el hombre de La Chapelle-aux-Saints presentaría marcas más numerosas y más importantes de inferioridad que cualquier raza de hombre moderno, y esos caracteres le aproximan más hacia los antropoideos. Sus circunvoluciones cerebrales son más escasas y menos complicadas respecto de moldes de humanos modernos, así que concretan que tiene un patrón simple o tipología inferior de circunvoluciones.

Pero Symington (1916) tras analizar el molde concluye que las marcas que observa están dentro del rango normal de variación en los humanos, además de detectar varios errores en las conclusiones dadas por los autores del anterior estudio.

Connolly en 1950 recoge de la misma manera que Symington (1916), las conclusiones de Boule & Anthony (1911), pero también destaca el trabajo posterior de Anthony (1928) donde modifica algunas de las conclusiones anteriormente dadas (Pág. 344).

Boule (1909, 1911); Symington (1916); Boule & Anthony (1911); Anthony (1928)

La Quina 5: El molde endocraneal fue hecho por M. Lasnon, y el estudio verdaderamente lo realizó el Dr. Anthony, por encargo del Dr. M. Henri Martin. Lo considera del mismo tipo que La Chapelle-aux-Saints, a partir de la experiencia que adquiere con un trabajo que realizó con M. Boule. El Dr. Anthony incluye La Quina dentro del grupo de los Neandertales. Indica las muestras con las que ha comparado el encéfalo de La Quina. Hace una revisión a los volúmenes calculados para otros neandertales. La primera impresión de la que habla Martin (1923) es de la forma general del encéfalo, que es del mismo tipo que Neandertal, La Chapelle-aux-Saints y Gibraltar. A pesar de esto, divide a los neandertales en dos grupos, a partir de ligeras diferencias en algunos índices, que separarían los individuos masculinos de los femeninos y considera entonces a La Quina como femenino.

Por la posición y dirección de las cisuras de Silvio y Rolando, tiene claro que La Quina, al igual que La Chapelle-aux-Saints y Neandertal representan estado intermedio entre el hombre actual y los antropoideos. Martin (1912, 1923); Anthony (1913)

Ehringsdorf: Prof. Klinghardt (Berlín) realizó el molde endocraneal que fue estudiado por Kappers (1936). En este primer trabajo sobre el endocráneo de Ehringsdorf, y al compararlo con una serie de ejemplares fósiles, se observa que las diferencias entre los índices exocraneales son mayores que aquellas entre los índices endocraneales. Una gran asimetría es lo primero que observa en este individuo. Destaca algunos rasgos que considera un poco más avanzados que en otros neandertales, como un rostro orbital menor, el gran incremento del lóbulo frontal o el estrechamiento postorbital poco pronunciado.

Estos rasgos, confirmarían la opinión de Weidenreich de que este ejemplar no es un representante muy primitivo del Paleolítico inferior. Kappers (1936); Vlcek (1993)

La Ferrassie 1: El molde endocraneal de este ejemplar fue realizado por Marcelline Boule. Calcula el volumen del molde endocraneal por inmersión directa. Realiza una descripción muy bien detallada de surcos y circunvoluciones, organizando el texto por lóbulos cerebrales. Piveteau (1970) realiza una completa y exhaustiva descripción morfológica del ejemplar. Heim (1976) indica que el molde realizado por M. Boule representa prácticamente la totalidad de la superficie interna del cráneo.

Destaca que las dimensiones generales de este ejemplar, superan las de otros individuos de su grupo de Neandertales y tiene además uno de los volúmenes más elevados del grupo. Pero la mayoría de sus rasgos morfológicos son de los Neandertales clásicos. Piveteau (1970); Heim (1976)

Saccopastore: El endocráneo de Saccopastore muestra algunos rasgos primitivos; platicefalia, rostro encefálico, localización de la anchura máxima, patrón del sistema meníngeo y sistema de circunvoluciones. Al mismo tiempo esos rasgos están mezclados con rasgos neandertales derivados, particularmente dimensiones de anchura, estructuras occipito-cerebelares, lateralización y asimetrías. Cavidad endocraneal asimétrica. Dominancia del hemisferio izquierdo. Anchura máxima al nivel temporo-parietal (derecho) y tercera circunvolución temporal (izquierdo). Rostro encefálico en estado 1 de Grimaud-Hervé. Área de Broca claramente desarrollada en el lado izquierdo. Lóbulos occipitales desarrollados moderadamente. Cerebelo globular y situado anteriormente a los polos occipitales. Seno eseno-parietal. Seno sagital hacia la derecha en el torcular herophili. Sin sistema occipito-marginal.

Bruner *et al.*, (2001, 2006); Bruner & Manzi (2008).

El Sidrón: El estudio de al menos tres occipitales de este yacimiento (SD-1149, SD-370a y SD-1219), ha dado resultados muy interesantes acerca del sistema sanguíneo de los Neandertales, y de sus asimetrías. Los rasgos observados, junto a otros Neandertales del registro fósil, indican que el cerebro de los Neandertales tiene una configuración ligeramente diferente cuando se compara con otras especies de *Homo*, especialmente *Homo sapiens*. El patrón de drenaje de los senos dures en Neandertales parece ser más asimétrico, de tal forma que cuando el seno sagital deriva hacia el seno transversal, no lo hace de un modo confluyente. El seno sagital se desvía del plano medio-sagital en un 35% de Neandertales, cuando deriva hacia el transversal derecho. Este hecho apenas se da en otros fósiles de *Homo*, ni en humanos modernos. En cuanto a las petalias, los autores destacan que los neandertales manifiestan uno de los porcentajes más bajos de petalia occipital izquierda (que claramente se da en SD-1219) respecto de la muestra de *Homo*. Siendo ese el patrón predominante en los homínidos, parece entonces que los Neandertales hayan desarrollado un patrón diferente de asimetría.

Destacan un rasgo particular en SD-1219, y es la presencia de dos crestas en la fosa cerebelar izquierda. Lo relacionan con una fisura cerebelar o respuesta del hueso ante una influencia mecánica. Rosas *et al.*, (2008); Peña-Melián *et al.*, (2011)

Otros Pre-Neandertales y Neandertales: En el año 1973, Marie-Antoinette de Lumley-Woodyear publicó una monografía, realizando entre otras, la descripción de varios fragmentos craneales, con posibilidad de estudio endocraneal. El conjunto de ejemplares que estudia los organiza en dos grupos: Los Pre-Neandertales, donde incluye restos endocraneales de Cova Negra y Lazaret. Los Neandertales, donde considera los restos endocraneales de Carigüela y Hortus. De Lumley, M.A. (1973)

- *Homo rhodesiensis*

Bodo: Calculan el volumen endocraneal, dando un valor de 1250cc con un rango que va desde 1200-1325cc. A partir de este resultado, proponen varias implicaciones importantes de un volumen encefálico tan elevado a comienzos del Pleistoceno medio (a Bodo se le calcula una antigüedad de 600 000 años).

1) ya en un momento temprano del Pleistoceno medio al menos una especie de homínido africano, *Homo heidelbergensis*, habría alcanzado una capacidad endocraneal dentro del rango normal de los humanos modernos.

2) a pesar de su gran capacidad endocraneal, las estimaciones para el cociente de encefalización de Bodo caen por debajo de los calculados para una gran muestra de *Homo sapiens* (tanto fósiles como recientes) y Neandertales

3) la gran explosión en la expansión cerebral del linaje *Homo*, podría no haber sido en los últimos varios cientos de miles de años, sino mucho antes en el Pleistoceno inicial, o a comienzos del Pleistoceno medio.

El volumen medio para Bodo, es similar al calculado para Broken Hill. Ambos ejemplares son considerados *Homo heidelbergensis* o quizá algún representante de otro taxón diferente pero estrictamente africano (Bermúdez de Castro *et al.*, 1997)

Conroy *et al.* (2000b) argumentan que Bodo apoya un caso de evolución gradual dentro de *Homo erectus* y *Homo sapiens* arcaico, pero su volumen le sitúa más allá del 0.95 del límite de confianza para volúmenes cerebrales predichos para la media de un *Homo erectus* de antigüedad comparable.

Ver también: Rightmire, G.P. 2004.

Kabwe, Broken Hill o El Hombre de Rhodesia: Smith (1928) da una descripción del ejemplar centrada sobre todo en la forma, y cualquier referencia alguna a los surcos es dada con muchas reservas. Ilustra una depresión en la región Silviana cuya magnitud fue tema de controversia con otros autores como Weidenreich (1947), que dice que esa depresión indicaría una deficiencia cortical que dejaría la ínsula expuesta. Pero Connolly 1950 comprueba que hay cerebros humanos modernos con depresiones semejantes en dicha región sin tener una ínsula expuesta.

Introducción

Concluye también que la edad sería un factor importante en la determinación de la presencia de la depresión Silviana en el molde endocraneal. Parece que los surcos del lóbulo frontal son típicamente humanos, y una pequeña expansión temporal podría considerarse aunque con mucha prudencia, un desarrollo precoz de algún carácter psíquico.

Ver también: Kappers (1929); Weidenreich (1937).

La descripción de los rasgos de algunos otros endocráneos, ha sido tratada en múltiples trabajos como material comparativo. Algunas primeras descripciones se encuentran recogidas en **Conolly (1950)**.

Muy importantes son dos libros más recientes, donde se presentan las descripciones y análisis de los endocráneos disponibles hasta el año 2004, y son de los autores **Grimaud-Hervé (1997)** y **Holloway *et al.*, (2004)**.

Éstos son dos libros clásicos, básicos y necesarios a la hora de emprender el estudio de cualquier endocráneo.

Capítulo 2.

Material.

2.1. La Sima de los Huesos

2.1.1. Introducción y antecedentes

Desde el año 1976, cuando fueron descubiertos los primeros fósiles humanos en este yacimiento, (Aguirre & deLumley, 1977; Aguirre *et al.*, 1986; Arsuaga *et al.*, 1997a; Arsuaga *et al.*, 1997b) cientos de fragmentos craneales han sido recuperados. También del resto del esqueleto (siendo en conjunto más de 6 000 restos óseos), pero nos vamos a centrar en los craneales, que son los que tienen relación directa con nuestro objeto de estudio.

En 1984, la excavaciones comenzaron de manera sistemática en el yacimiento (Aguirre *et al.*, 1986), y a lo largo de estos años, se han llevado a cabo numerosos estudios de esos restos craneales (Martínez & Arsuaga, 1985; Aguirre *et al.*, 1986; Aguirre *et al.*, 1989; Aguirre *et al.*, 1991; Gracia, 1991; Arsuaga *et al.*, 1993; Arsuaga *et al.*, 1997b; Martínez & Arsuaga, 1997; Lorenzo *et al.*, 1998; Manzi *et al.*, 2000; Martínez *et al.*, 2004; Gracia *et al.*, 2009; Arsuaga *et al.*, 2014...etc.).

Los dos neurocráneos más completos de la muestra de La Sima de los Huesos, pertenecen a los cráneos 4 y 5, y aspectos de su molde endocraneal han sido el objeto de varios estudios previos ((Arsuaga *et al.*, 1993; 1997b; 2001). Conroy *et al.*, 2000b; Bruner *et al.*, 2001; Bruner *et al.*, 2003; Rightmire, 2004; Poza-Rey & Arsuaga, 2009).

Entre ellos existen diferencias en forma y tamaño, y fueron considerados durante mucho tiempo los límites superior e inferior respectivamente del rango de variación de la capacidad craneal entre los humanos del Pleistoceno medio europeo y africano (Arsuaga *et al.*, 1997a; 2001).

2.1.2. Inventario de cráneos utilizados para la obtención de los endocráneos

En la actualidad, la muestra craneal se compone de un número mínimo de 17 individuos, más los restos aislados que no han podido ser asociados, y que comprenden todas las regiones del cráneo.

Material

Los individuos seleccionados para el desarrollo de este estudio son los siguientes:

Individuos craneales 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16 y 17.

El material óseo recuperado, presenta un excelente estado de conservación tanto de la superficie externa como de la tabla interna, permitiendo así la obtención de moldes endocraneales de alta calidad.

Otros restos están a la espera de ser completados en el futuro, cuando se podrán abarcar nuevos análisis y reintegrarlos en los estudios que ya se hayan realizado.

El inventario de las piezas que componen cada uno de los cráneos se encuentra en la Tabla 2.1.

Cráneo	Fragmentos que lo componen (AT-)
2	18- 33- 36- 39- 61- 66- 76- 105- 106- 126- 132- 203- 211- 215- 225- 373- 467- 496- 497- 1544- 1594- 1621- 1662- 1948- 1949- 1956
3	188- 441- 444- 452- 573- 582- 627- 635- 773- 774- 775- 1177- 1190- 1596- 3238- 3414- 3458- 4103- 4104- 4109- 4115- 4120- 5076- 5102
4	600- 4702- 5166
5	666- 667- 700- 2773- 3420- 3424- 3445
6	205- 405- 406- 407- 412- 418- 419- 426- 450- 558- 572- 581- 584- 587- 589- 606- 622- 625- 633- 634- 637- 640- 642- 734- 735- 736- 781- 784- 820- 821- 925- 929- 953- 954- 955- 1164- 2458- 2874- 2903- 3415- 4118
7	59- 73- 237- 240- 241- 242- 244- 245- 446- 470- 499- 786- 804- 1155- 1156- 1189- 1541- 1542- 1546- 1607- 1608- 1618- 1623- 1705- 1768- 1771- 1779- 1814- 1816- 1837- 1862- 1863- 1864- 1867- 1877- 2111- 2146- 2147- 2152- 2196- 2411- 2429- 2457- 3969
8	17- 31A-31B- 32- 130- 173A-173B- 433- 568- 569- 724- 1543- 1547- 1548- 1549- 1551- 1552- 1613- 1615
9	620- 621- 626- 626- 626- 779- 782- 783- 1150- 1158- 3408- 3417- 3418- 3429- 3450- 3461- 4105- 4106- 4107- 4108- 4110- 4114- 4122- 4125- 4126- 4144- 4158- 4233- 4626- 4655- 5772
10	125, 785, 803, 1196, 1625, 1626, 1627, 1628, 1629, 1630, 1631, 1632, 1633, 1634, 1635, 1637, 3407, 3452, 4231, 5790, 5851, 6737
11	45- 56- 181- 201- 202- 368- 465- 624- 764- 764- 764- 764- 765- 766- 1159- 1161- 1162- 1165- 1171- 1220- 1884- 2062- 2064- 2077- 2082- 2087- 2088- 2092- 2093- 2096- 2098- 2099- 2101- 2104- 2105- 2110- 2112- 2113- 2114- 2115- 2120- 2128- 2136- 2137- 2154- 2197- 2206- 2334- 2400- 2437- 3903-
12	84, 118, 397, 400, 729, 1050, 1160, 1163, 1182, 3227, 3229, 3244, 3314, 4111, 4113, 4116, 4121, 4612, 5543, 5562, 5563, 5812, 6275
13	482, 619, 630, 777,778, 1122, 1168, 1178, 1550, 1599, 1600, 1725, 1838, 1840, 1937, 2053, 2402, 2409, 2450, 2731, 2733, 2870, 2872, 2873, 3946, 4112, 4117
14	3451- 3411- 3442- 3400- 3432- 3403- 3431- 3430- 3239- 3435- 3406- 3412- 3451- 3405- 3413- 3439- 3436- 3416- 3434
15	45a- 45b- 48- 56- 181- 201b- 201c- 202a- 202b- 202c- 725- 1680- 2019- 2194- 2211- 2401- 2432- 2434- 2436- 2908- 3315- 3489- 5248- 5279- 5521- 5522- 5523- 5524- 5525- 5527- 5528- 5534- 5535- 5536- 5564- 5549
16	2722, 2896, 4132, 5648, 5800, 5838, 5847, 5849, 5850, 5892, 5893, 5894, 5895, 5896, 5897, 5898, 5899, 6200, 6202, 6205, 5890, 5891, 6206, 6211, 6212, 6214, 6383, 6618, 6681, 6682, 6717, 6727, 6739
17	361, 2905, 4129, 5710, 5802, 5861, 6249, 6250, 6251, 6254, 6263, 6264, 6265, 6269, 6274, 6277, 6279, 6281, 6282, 6284, 6285, 6289, 6290, 6298, 6299, 6302, 6303, 6307, 6308, 6309, 6311, 6312, 6313, 6315, 6316, 6318, 6323, 6324, 6325, 6327, 6333, 6349, 6581, 6582, 6583, 6584, 6585, 6587, 6593

Tabla 2.1. Inventario de los fragmentos craneales que componen los cráneos del estudio.

2.1.3. Estado de conservación de los endocráneos

Ver figuras 2.1. a la 2.16. (las partes ausentes se representan en color negro)



El endocráneo 2 está muy incompleto. Se conserva una pequeña parte de la región posterior del frontal. Parietal izquierdo muy incompleto, parietal derecho algo más completo que el izquierdo. Occipital incompleto también. Le faltan los temporales y toda la base del endocráneo. Figura 2.1.

No es posible el estudio del área de Broca.

Es posible el análisis de las venas meníngeas.

Es posible la localización de la anchura máxima usando imagen especular.

Es posible la observación del patrón de los senos venosos occipitales.

No es posible extraer la forma del pico encefálico.

No es posible extraer la forma general del endocráneo.

No es posible calcular las petalias.

No es posible analizar los cuerpos de Pacchioni.

Es posible la estimación del volumen endocraneal.



El endocráneo 3 está incompleto, debido a la falta casi total del frontal y de la base del endocráneo. Afortunadamente, la región que comprende el área de Broca se ha conservado en ambos hemisferios, y también contamos con el lóbulo temporal izquierdo completo. El occipital y los parietales bastante completos. Figura 2.2.

Es posible el estudio del área de Broca en el lado izquierdo.

Es posible el análisis de las venas meníngeas.

Es posible la localización de la anchura máxima.

Es posible la observación del patrón de los senos venosos occipitales.

No es posible extraer la forma del pico encefálico.

No es posible extraer la forma general del endocráneo.

No es posible calcular las petalias.

Es posible analizar los cuerpos de Pacchioni.

Es posible la estimación del volumen endocraneal.



Los endocráneos 4 y 5, son los moldes endocraneales más completos con los que cuenta la colección de La Sima de los Huesos. Sobre ellos se van a basar muchos análisis y estudios comparativos, puesto que contamos con todos los resultados métricos, y todas las descripciones morfológicas que se han considerado en este trabajo. Figuras 2.3. y 2.4.



El endocráneo 6, cuenta con la mayor parte del lóbulo frontal, pero le falta su región ventral. También le falta una gran parte de la región anterior de los lóbulos parietales. Temporales y occipital bastante completos. Figura 2.5.

Es posible el estudio del área de Broca en ambos lados.

Es posible el análisis de las venas meníngeas.

Es posible la localización de la anchura máxima.

Es posible la observación del patrón de los senos venosos occipitales.

No es posible extraer la forma del pico encefálico.

Es posible extraer la forma general del endocráneo.

Es posible calcular las petalias.

No es posible analizar los cuerpos de Pacchioni.

Es posible la estimación del volumen endocraneal.



El endocráneo 7 tiene el parietal derecho completo, a diferencia del izquierdo, donde sólo se conserva la región media. Le falta la base del endocráneo, que afecta al frontal, a los temporales y al occipital.

Figura 2.6.

Es posible el estudio del área de Broca en el lado izquierdo.

Es posible el análisis de las venas meníngeas.

Es posible la localización de la anchura máxima usando imagen especular.

Es posible la observación del patrón de los senos venosos occipitales.

No es posible extraer la forma del pico encefálico.

Es posible extraer la forma general del endocráneo usando imagen especular.

Es posible calcular las petalias.

No es posible analizar los cuerpos de Pacchioni.

Es posible la estimación del volumen endocraneal.



El endocráneo 8. Sólo tenemos una parte de parietal y temporal derecho. Se observa la marca de la sutura sagital y se intuye una pequeña parte de la frontal. Figura 2.7.

No es posible el estudio del área de Broca en el lado izquierdo.

Es posible el análisis de algunas marcas venosas.

No es posible la localización de la anchura máxima usando imagen especular.

No es posible la observación del patrón de los senos venosos occipitales.

No es posible extraer la forma del pico encefálico.

No es posible extraer la forma general del endocráneo usando imagen especular.

No es posible calcular las petalias.

No es posible analizar los cuerpos de Pacchioni.

Es posible la estimación del volumen endocraneal.



Al endocráneo 9, le falta la base por completo. Sin lóbulos cerebelares, los temporales incompletos y sin región ventral en el lóbulo frontal. Conserva la región de Broca izquierda, ambos parietales casi completos, y la mayor parte del occipital. Figura 2.8.

Es posible el estudio del área de Broca en el lado izquierdo.

Es posible el análisis de las venas meníngeas.

Es posible la localización de la anchura máxima.

Es posible la observación del patrón de los senos venosos occipitales.

No es posible extraer la forma del pico encefálico.

Es posible extraer la forma general del endocráneo.

Es posible calcular las petalias.

Es posible analizar los cuerpos de Pacchioni.

Es posible la estimación del volumen endocraneal.



El endocráneo 10 está muy incompleto. Le falta toda la base afectando a la casi totalidad del occipital, toda la parte anterior del frontal, y una gran parte de los temporales. Se mantiene una parte importante del frontal y parietal izquierdo. El parietal derecho solo conserva una pequeña región en la parte posterior. Figura 2.9.

Es posible el estudio del área de Broca en ambos lados.

Es posible el análisis de las venas menínges.

Es posible la localización de la anchura máxima usando imagen especular.

Es posible la observación del patrón de los senos venosos occipitales.

No es posible extraer la forma del pico encefálico.

No es posible extraer la forma general del endocráneo.

No es posible calcular las petalias.

Es posible analizar los cuerpos de Pacchioni.

Es posible la estimación del volumen endocraneal.



El endocráneo 11 está bastante incompleto, faltando toda la base excepto los lóbulos cerebelares, y la totalidad de los lóbulos parietal y temporal derecho. El occipital está completo, al igual que el lóbulo parietal izquierdo. El lóbulo temporal izquierdo, está incompleto. Contamos con parte del Área de Broca izquierdo, pero no con el pico encefálico, y el sistema sanguíneo (vasos menínges) no se ha podido estudiar en el lado derecho. Figura 2.10.

Es posible el estudio del área de Broca en el lado izquierdo.

Es posible el análisis de las venas menínges.

Es posible la localización de la anchura máxima usando imagen especular.

Es posible la observación del patrón de los senos venosos occipitales.

Es posible extraer la forma del pico encefálico usando imagen especular.

Es posible extraer la forma general del endocráneo usando imagen especular.

Es posible calcular las petalias.

No es posible analizar los cuerpos de Pacchioni.

Es posible la estimación del volumen endocraneal.



El endocráneo 12 sólo tenemos el lóbulo parietal derecho, parte del lóbulo temporal izquierdo, y conserva parte de la región anterior del frontal con muy buena impronta de las circunvoluciones. Figura 2.11.

Es posible el estudio del área de Broca en el lado derecho.

Es posible el análisis de las venas meníngeas.

Es posible la localización de la anchura máxima usando imagen especular.

No es posible la observación del patrón de los senos venosos occipitales.

No es posible extraer la forma del pico encefálico.

No es posible extraer la forma general del endocráneo.

No es posible calcular las petalias.

Es posible analizar los cuerpos de Pacchioni.

Es posible la estimación del volumen endocraneal.



El endocráneo 13 tiene completos los lóbulos frontal, parietal y temporal derechos. El lado izquierdo sólo presenta parte del temporal y la región de Broca. Figura 2.12.

Es posible el estudio del área de Broca en ambos lados.

Es posible el análisis de las venas meníngeas.

Es posible la localización de la anchura máxima usando imagen especular.

No es posible la observación del patrón de los senos venosos occipitales.

Es posible extraer la forma del pico encefálico usando imagen especular.

No es posible extraer la forma general del endocráneo.

No es posible calcular las petalias.

Es posible analizar los cuerpos de Pacchioni.

Es posible la estimación del volumen endocraneal.



El endocráneo 14, casi completo, le falta parte de la base del endocráneo, pero sí permite el estudio del pico encefálico. Están incompletos los lóbulos cerebelares y el lóbulo temporal izquierdo. Figura 2.13.

Es posible el estudio del área de Broca en ambos lados.

Es posible el análisis de las venas meníngeas.

No es posible la localización de la anchura máxima usando imagen especular, ya que es patológico y ambos lados se ven afectados.

Es posible la observación del patrón de los senos venosos occipitales.

Es posible extraer la forma del pico encefálico usando imagen especular.

Es posible extraer la forma general del endocráneo.

Es posible calcular las petalias.

Es posible analizar los cuerpos de Pacchioni.

Es posible la estimación del volumen endocraneal.



El endocráneo 15, presenta completo el lóbulo parietal izquierdo, el área de Broca izquierda, y parte del lóbulo temporal del mismo hemisferio. El lado derecho, mantiene una parte pequeña del parietal y del temporal. El occipital aunque incompleto, permite realizar algunos análisis. Sin frontal y sin base del endocráneo. Figura 2.14.

Es posible el estudio del área de Broca en el lado izquierdo.

Es posible el análisis de las venas meníngeas.

Es posible la localización de la anchura máxima usando imagen especular.

Es posible la observación del patrón de los senos venosos occipitales.

No es posible extraer la forma del pico encefálico.

No es posible extraer la forma general del endocráneo.

No es posible calcular las petalias.

Material

Es posible analizar los cuerpos de Pacchioni.

Es posible la estimación del volumen endocraneal.



El endocráneo 16, mantiene una pequeña parte del frontal en ambos lados. Mantiene el temporal derecho y parte del parietal del mismo lado. Sus homólogos del lado izquierdo no están. Tiene el occipital casi completo. Le falta la parte basal y superior en las regiones media y anterior. Figura 2.15.

Es posible el estudio del área de Broca en ambos lados.

Es posible el análisis de las venas meníngeas.

Es posible la localización de la anchura máxima usando imagen especular.

Es posible la observación del patrón de los senos venosos occipitales.

Es posible extraer la forma del pico encefálico usando imagen especular.

Es posible extraer la forma general del endocráneo usando imagen especular

Es posible calcular las petalias.

No es posible analizar los cuerpos de Pacchioni.

Es posible la estimación del volumen endocraneal.



El endocráneo 17, mantiene el frontal casi completo. Mantiene el temporal y parietal izquierdo. Sus homólogos del lado derecho están casi totalmente perdidos. Tiene el occipital casi completo. Le falta la parte basal en la región media. Figura 2.16.

Es posible el estudio del área de Broca en ambos lados.

Es posible el análisis de las venas meníngeas.

Es posible la localización de la anchura máxima usando imagen especular.

Es posible la observación del patrón de los senos venosos occipitales.

Es posible extraer la forma del pico encefálico.

Es posible extraer la forma general del endocráneo usando imagen especular

Es posible calcular las petalias.

Es posible analizar los cuerpos de Pacchioni.

Es posible la estimación del volumen endocraneal.

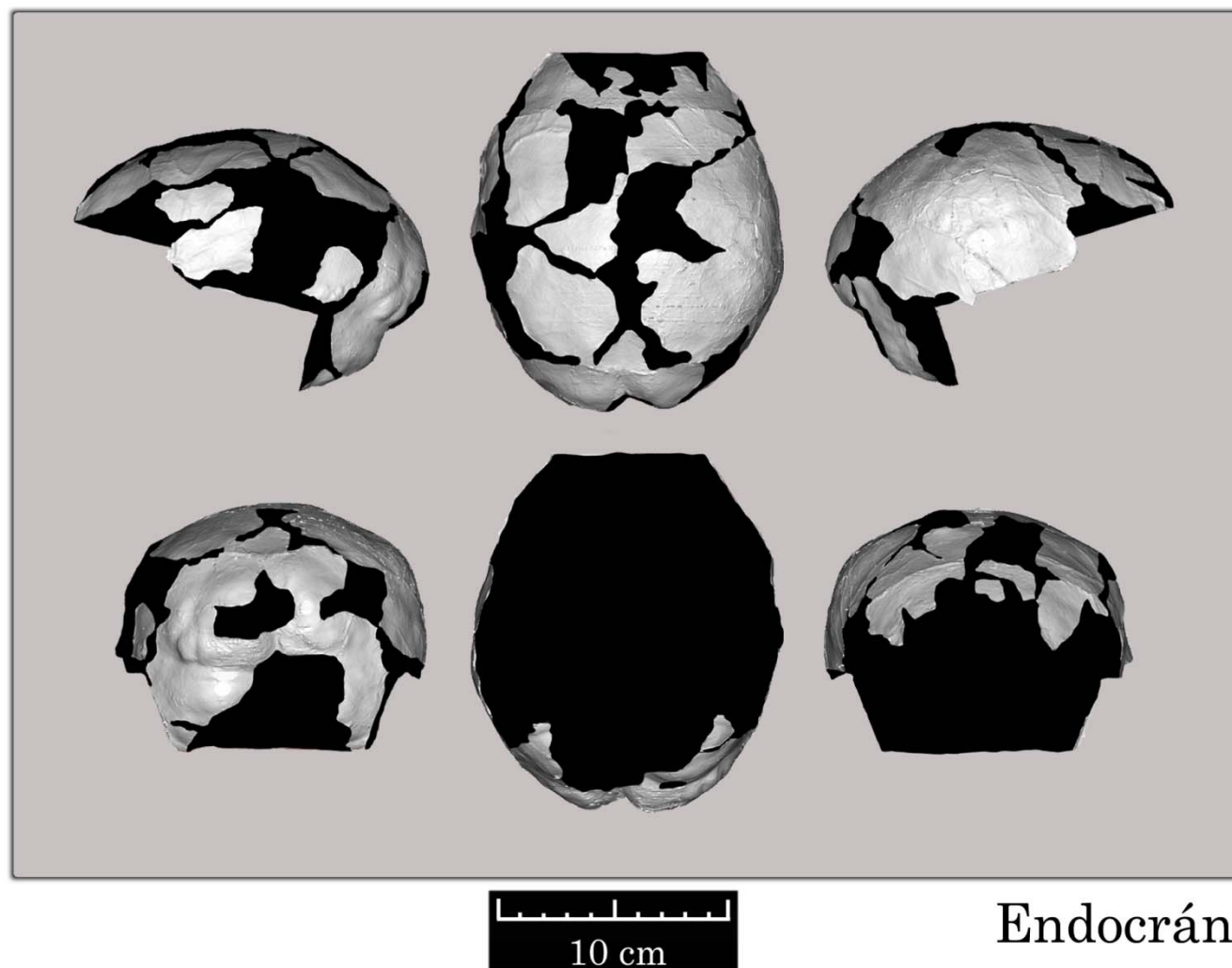


Figura 2.1.

Endocráneo 2

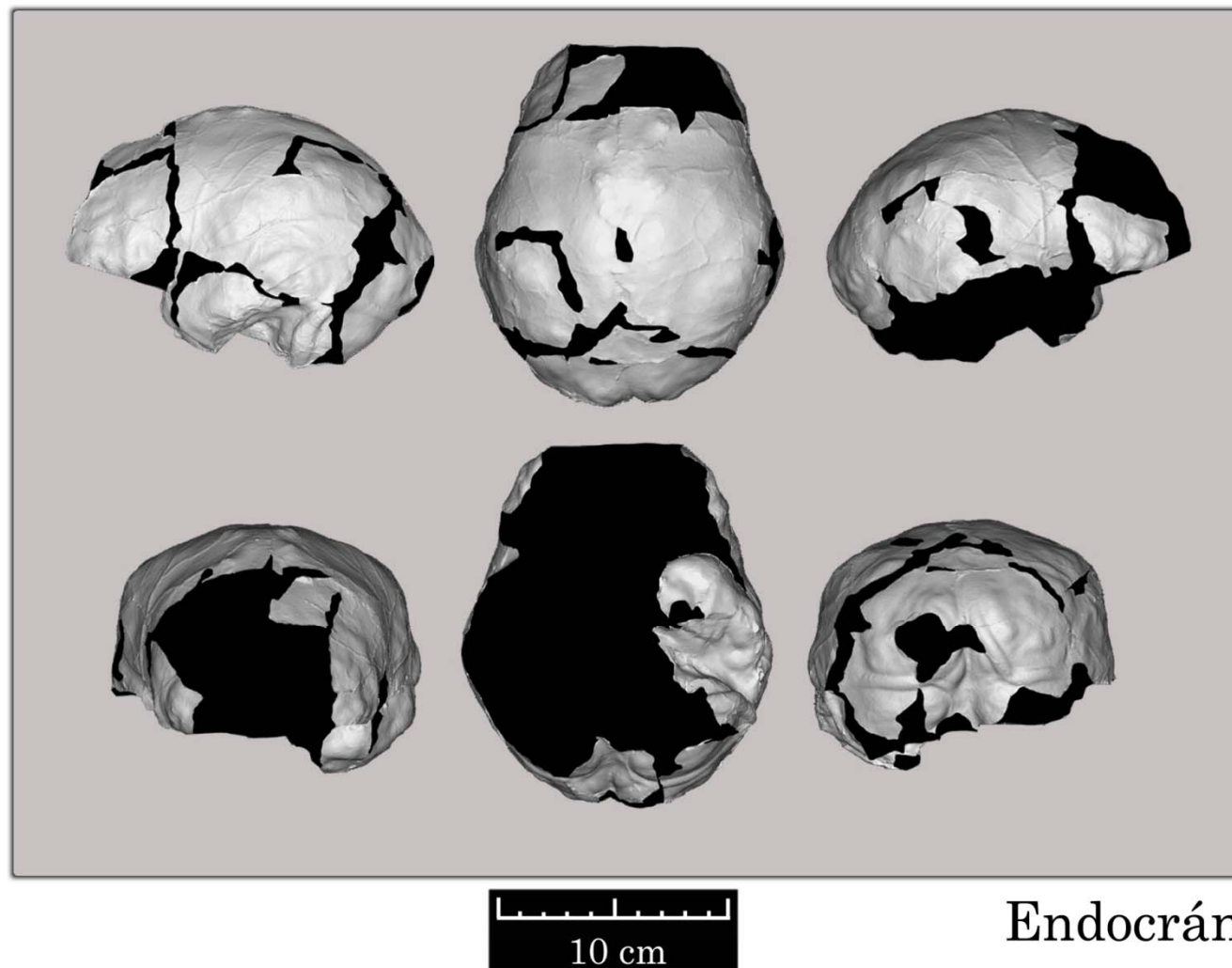


Figura 2.2.

Endocráneo 3

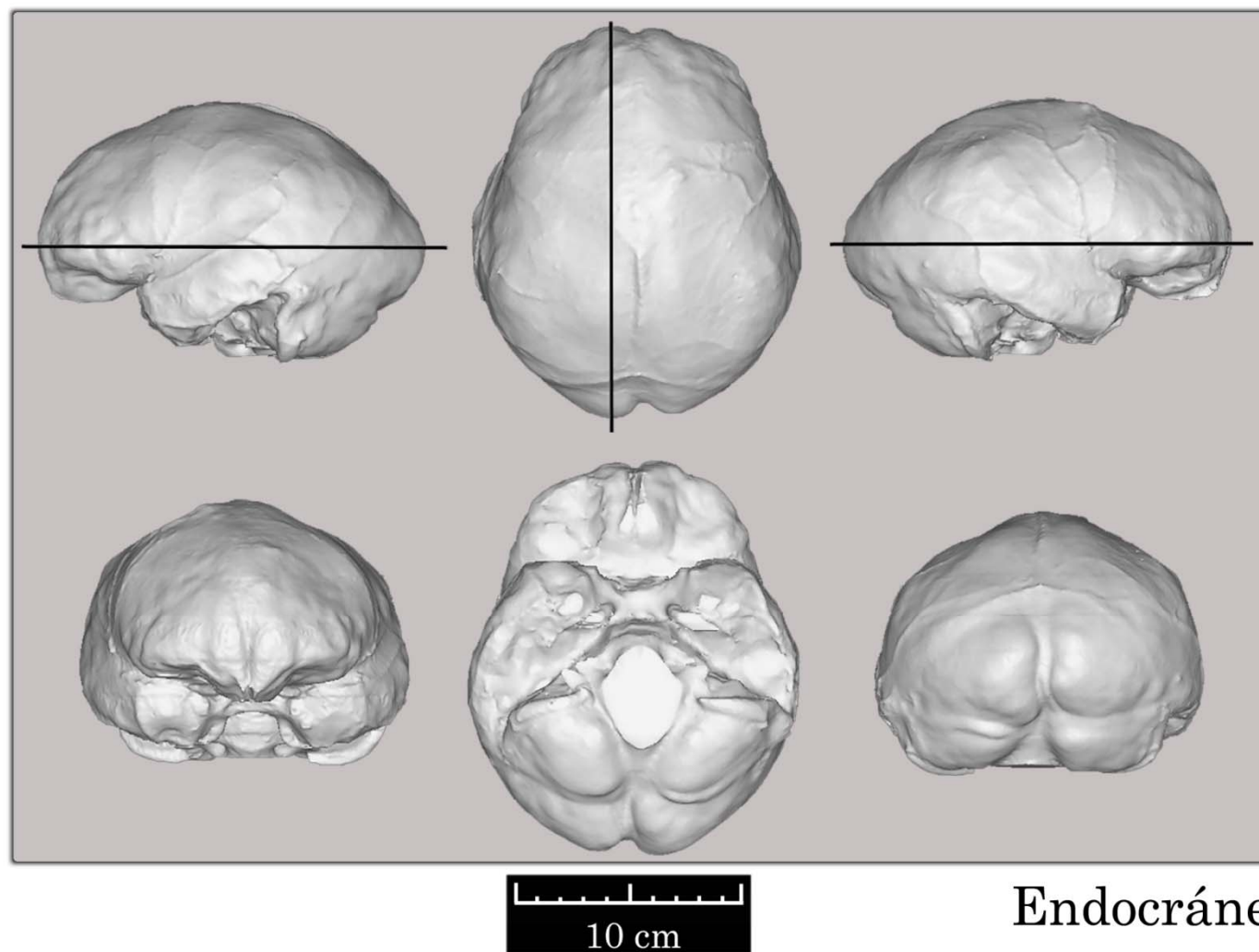


Figura 2.3.

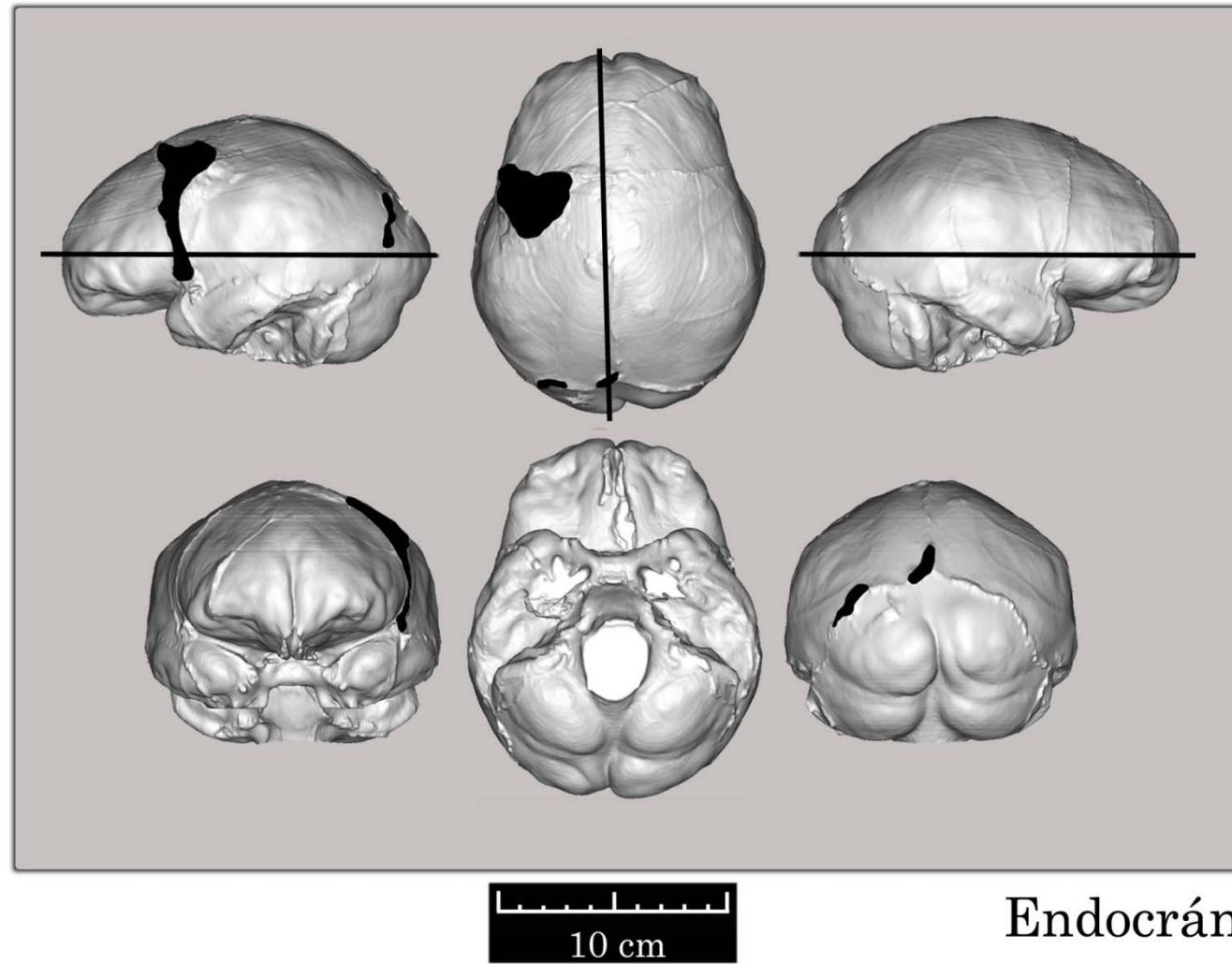


Figura 2.4.

Endocráneo 5

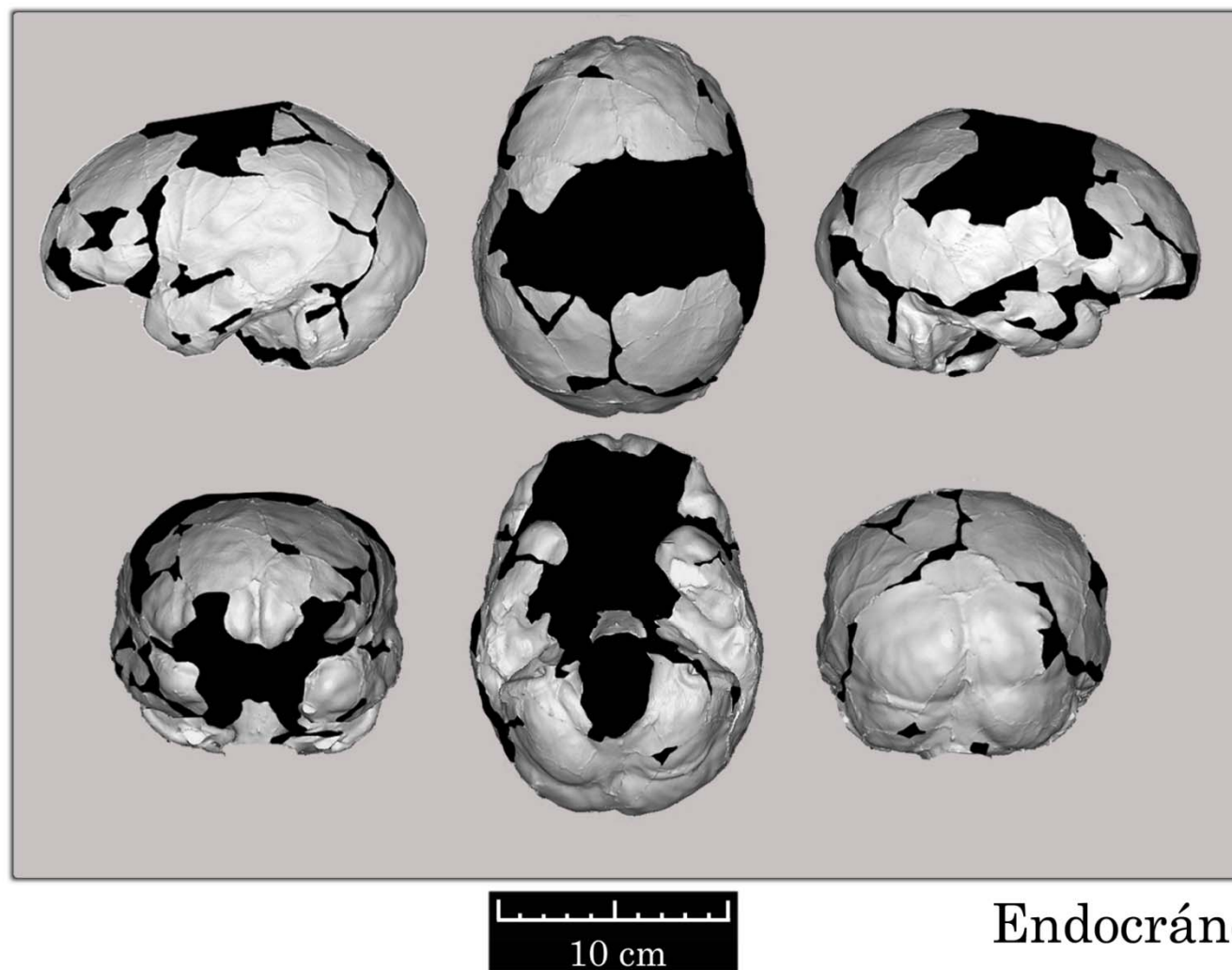


Figura 2.5.

Endocráneo 6

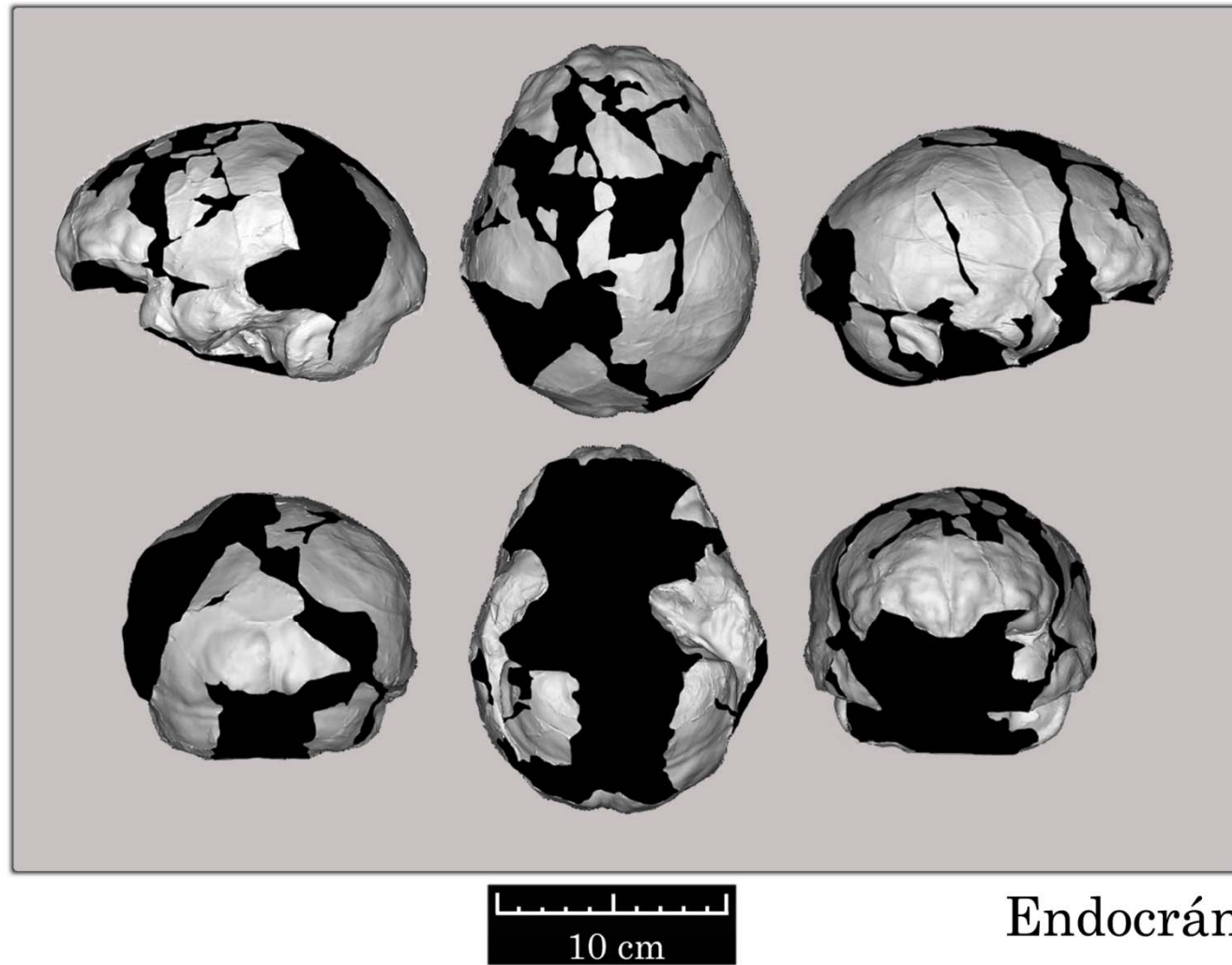


Figura 2.6.

Endocráneo 7

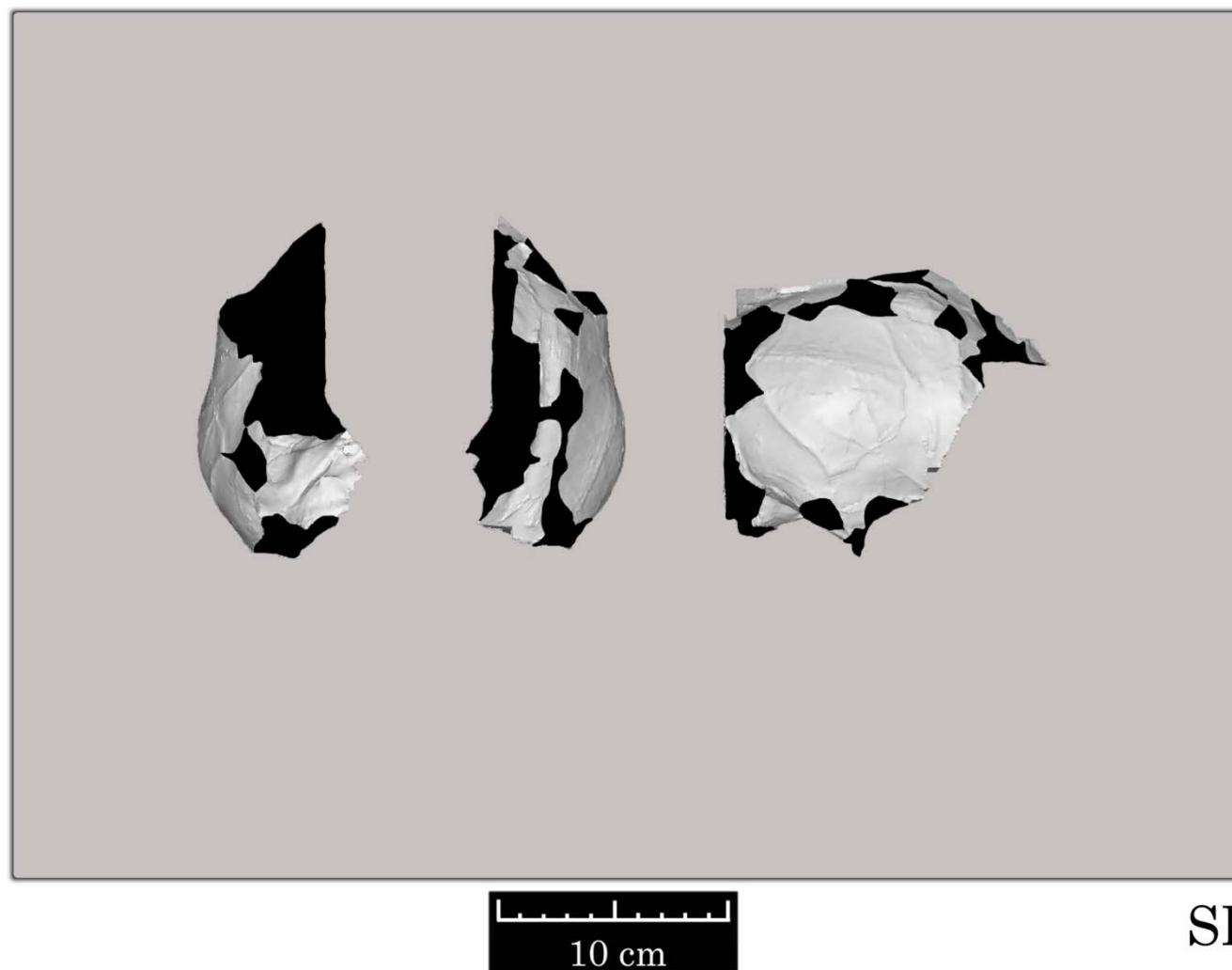


Figura 2.7.

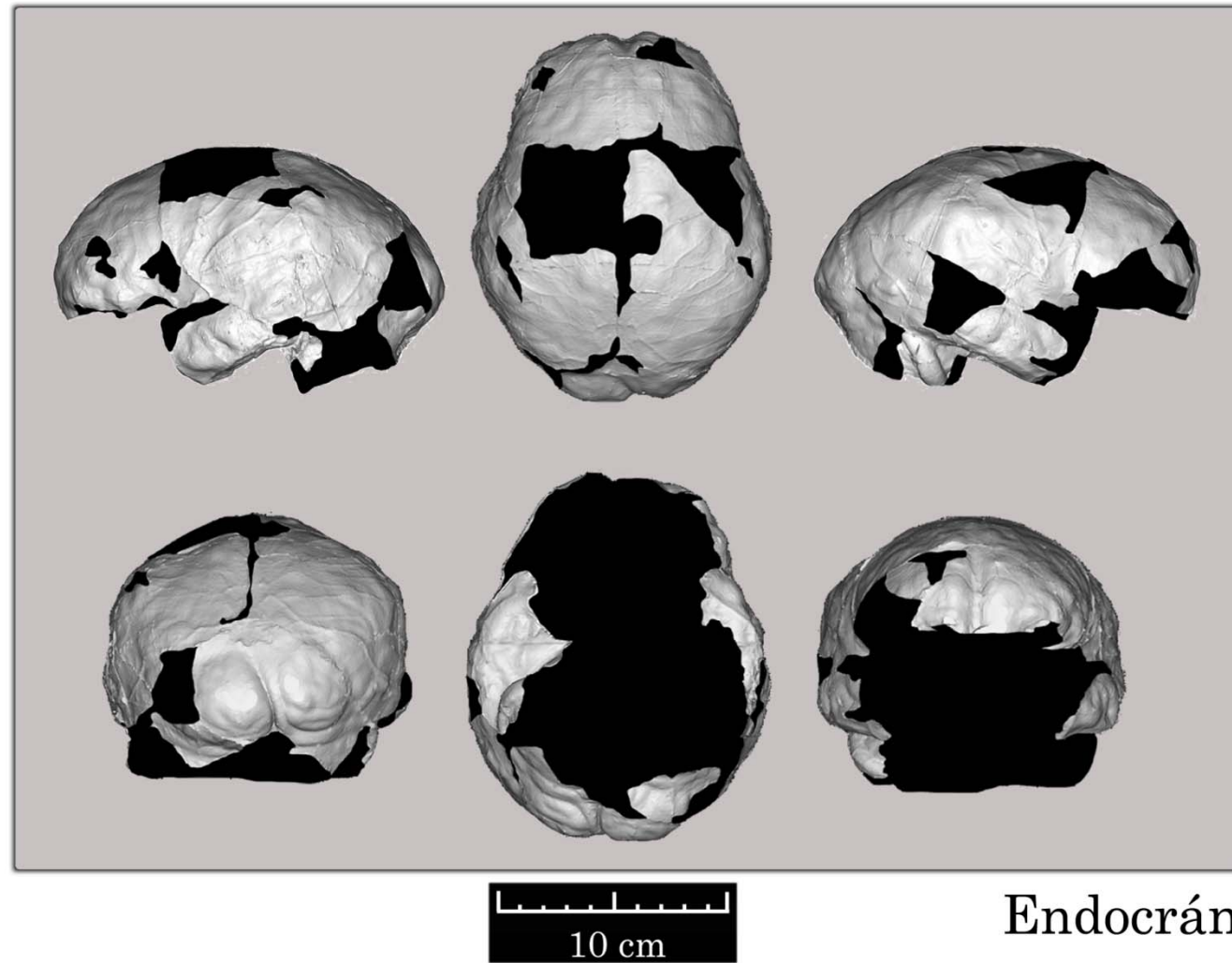


Figura 2.8.

Endocráneo 9

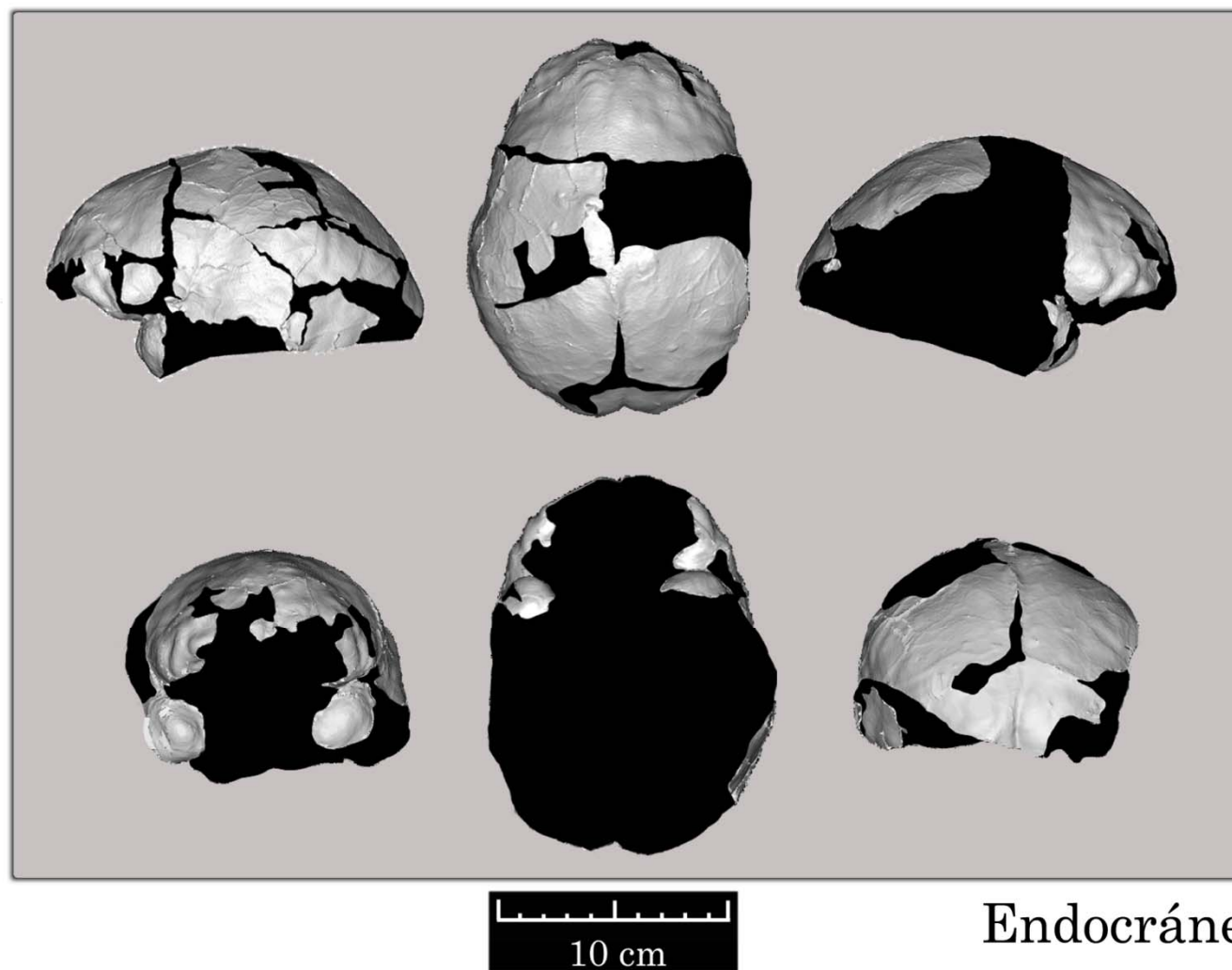


Figura 2.9.

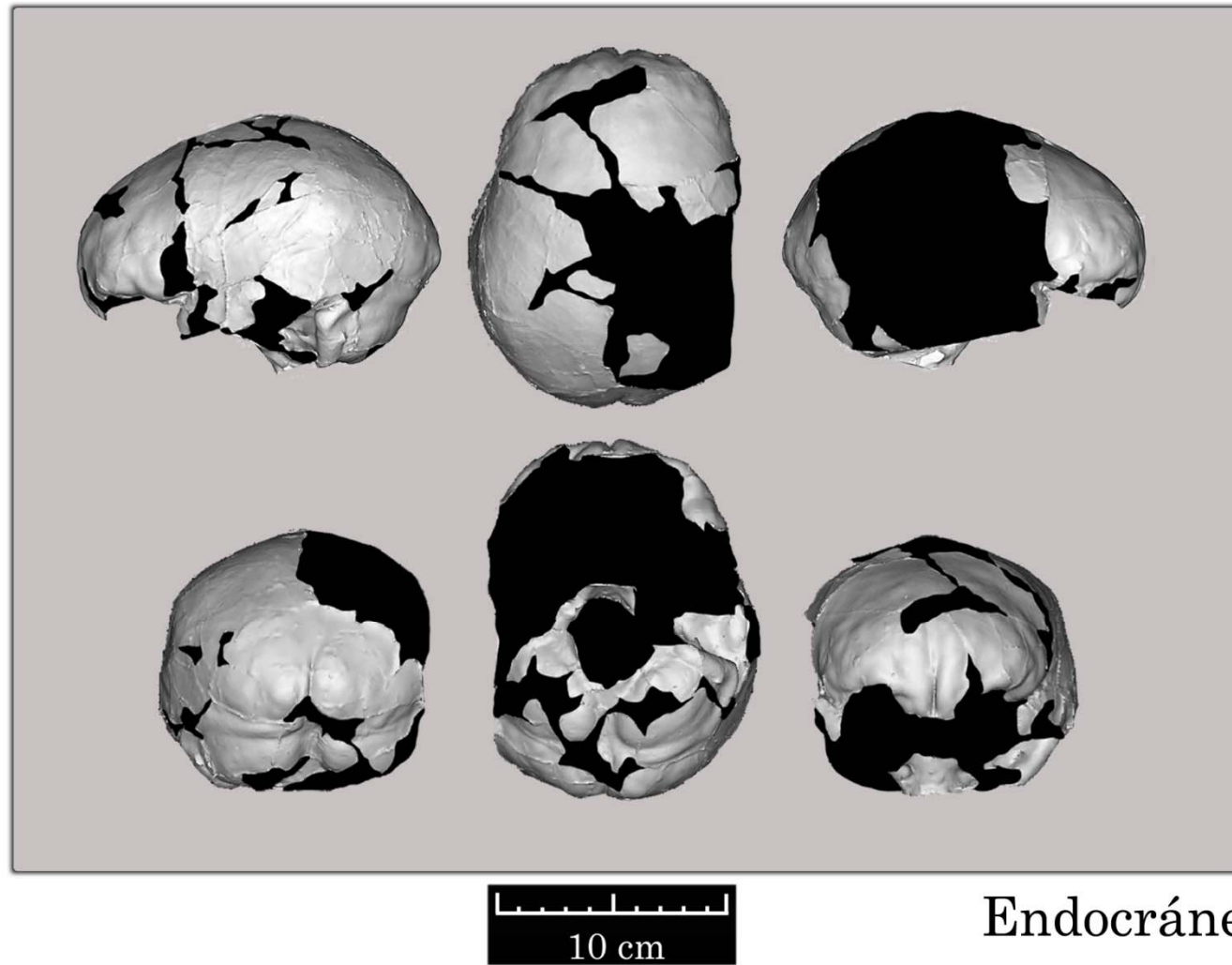


Figura 2.10.

Endocráneo 11

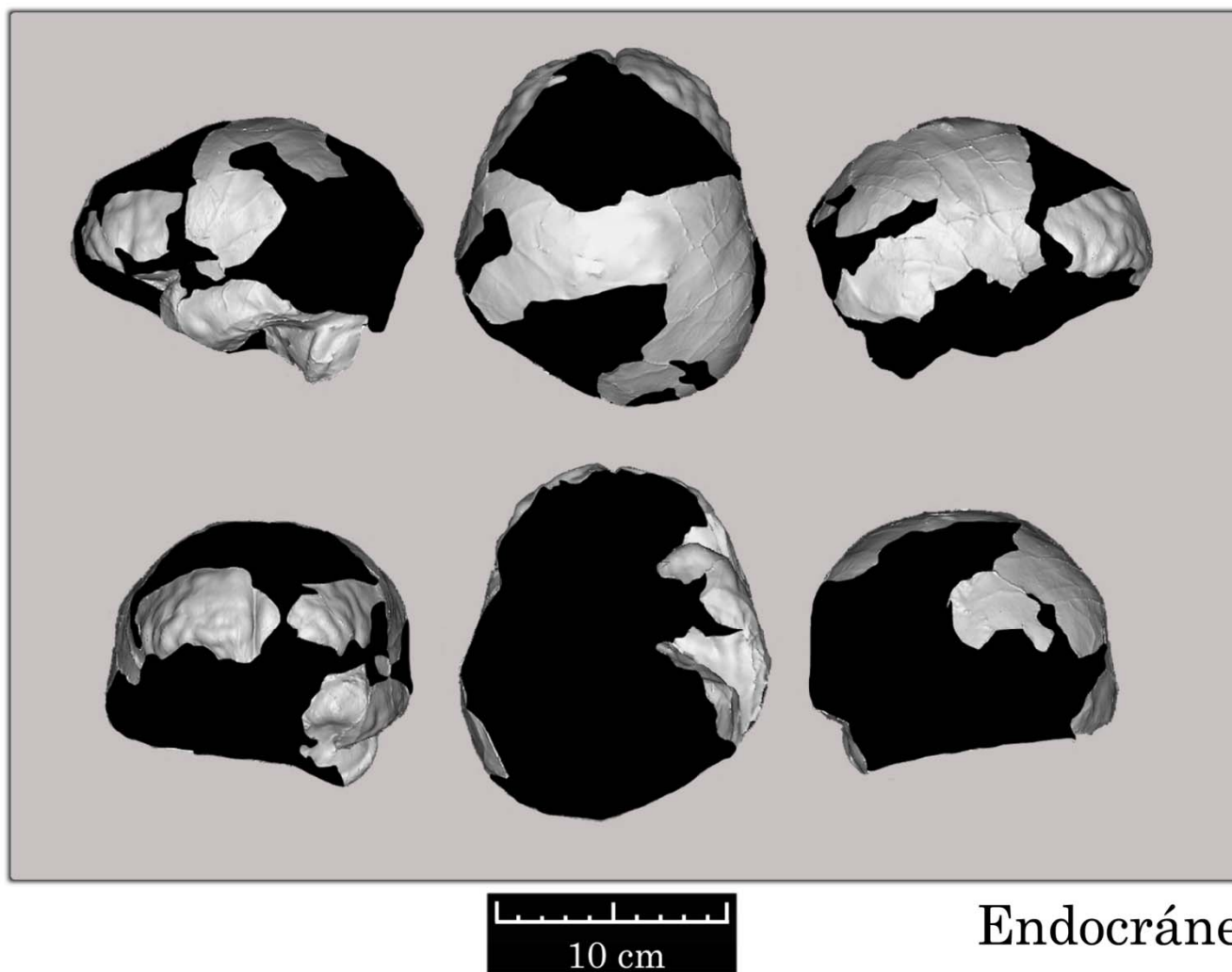


Figura 2.11.

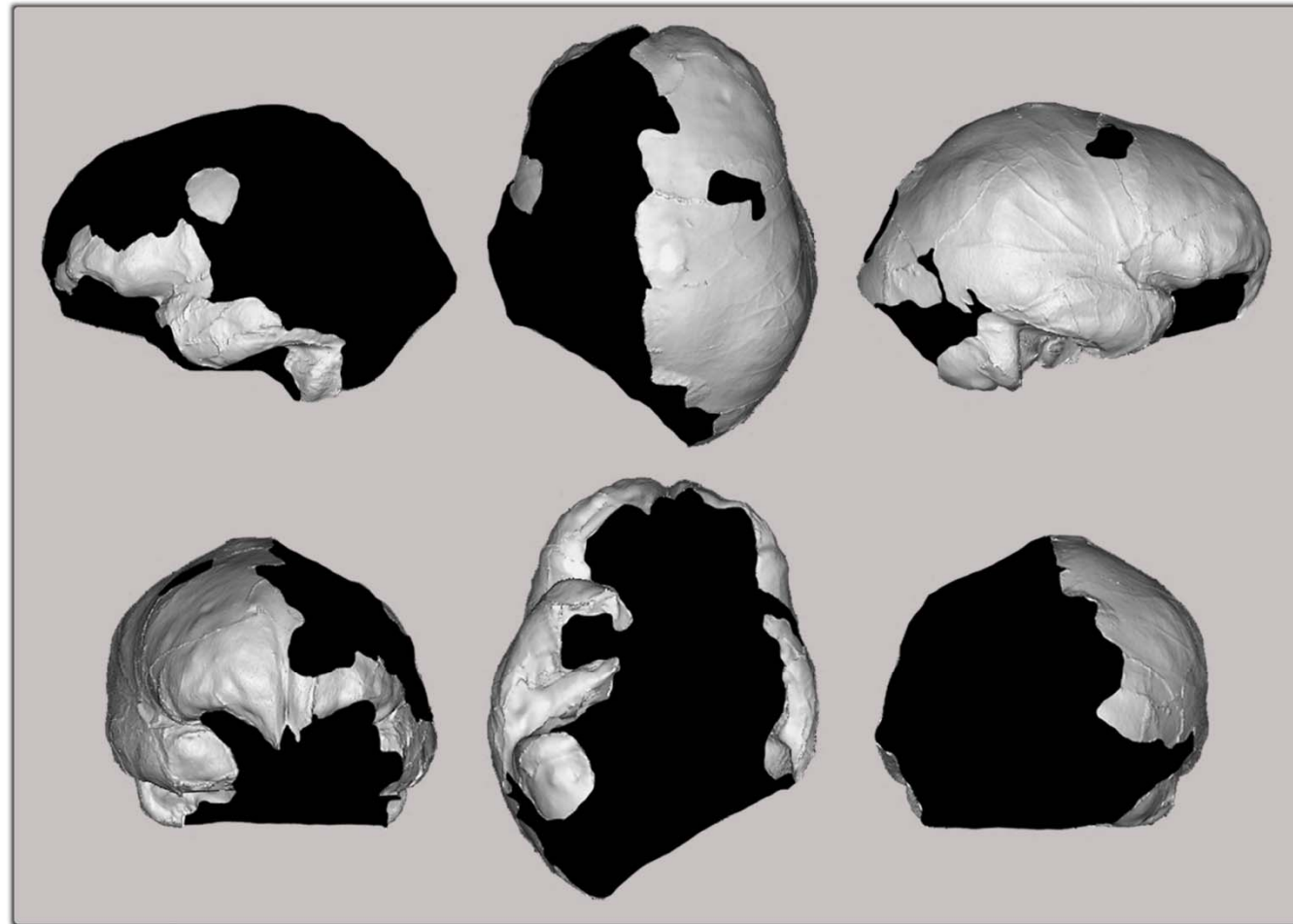


Figura 2.12.



Endocráneo 13

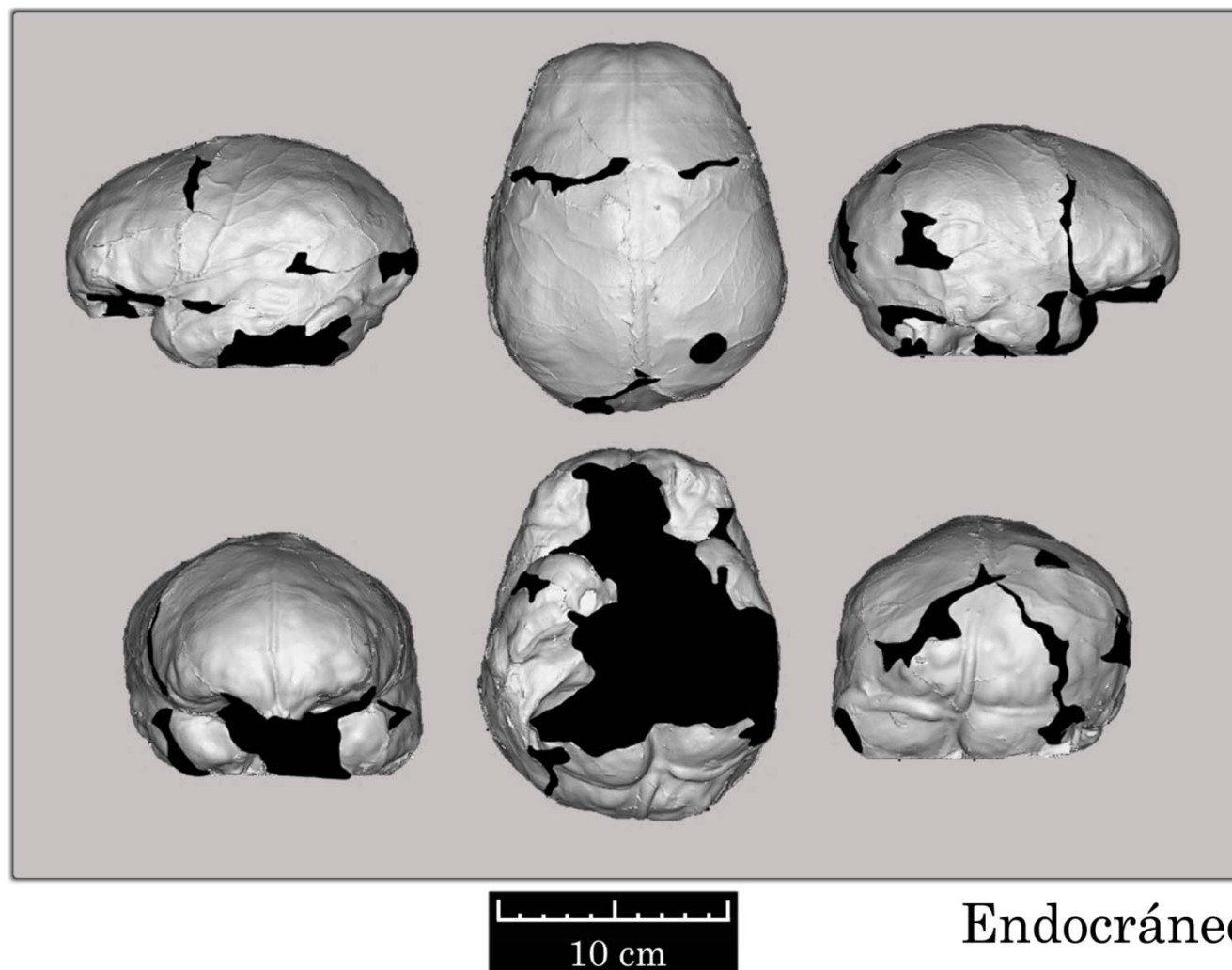


Figura 2.13.

Endocráneo 14

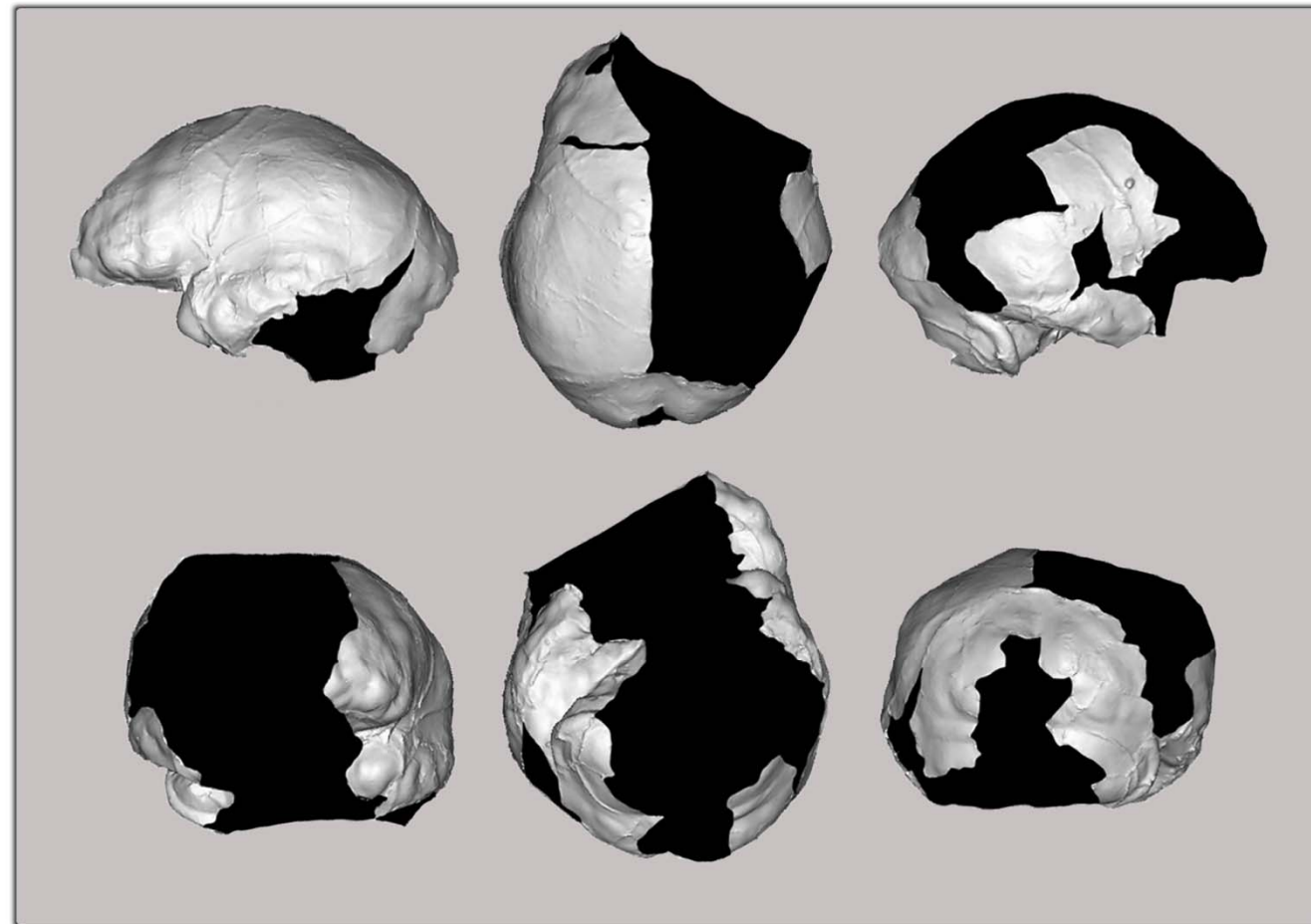


Figura 2.14.

Endocráneo 15

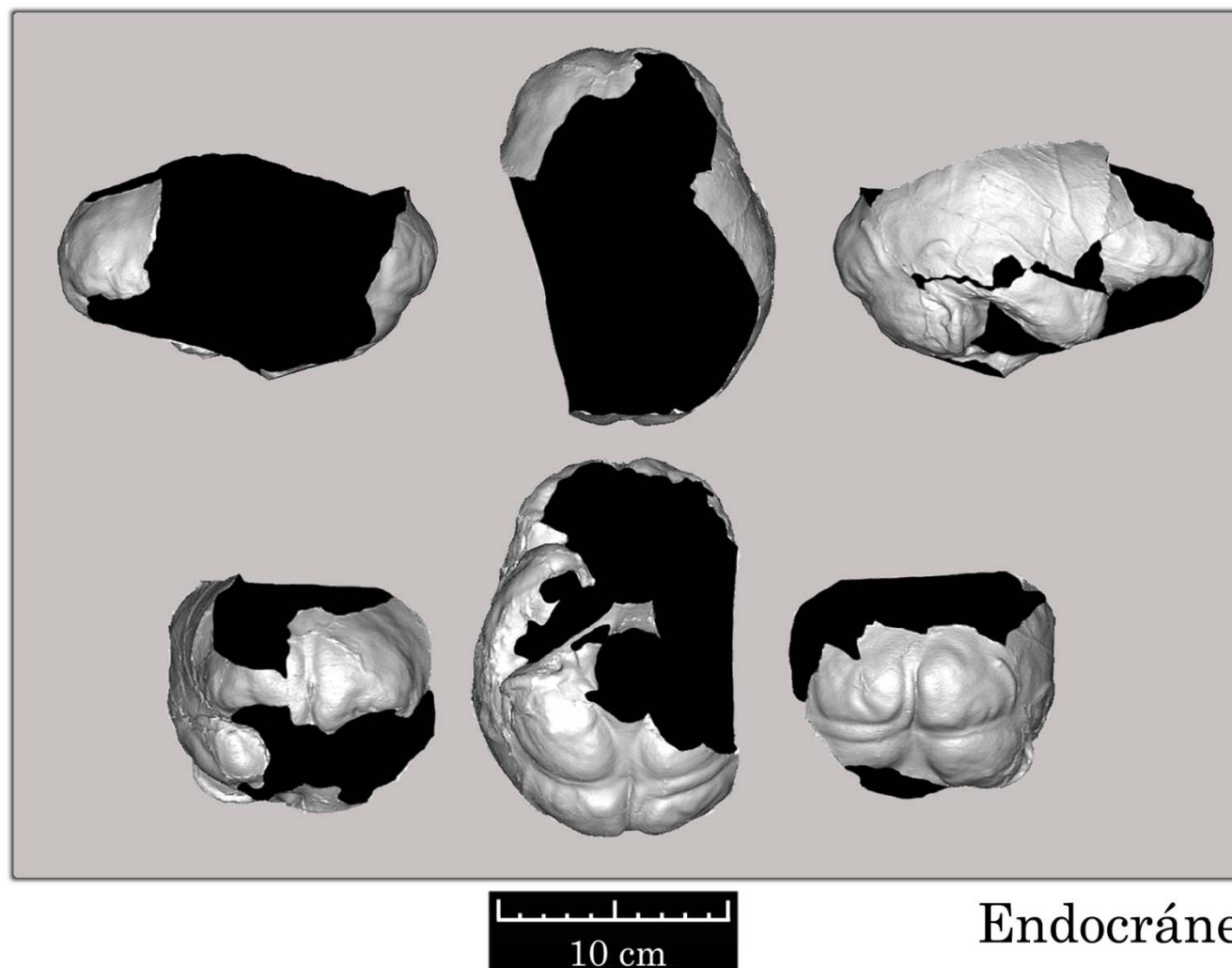


Figura 2.15.

Endocráneo 16

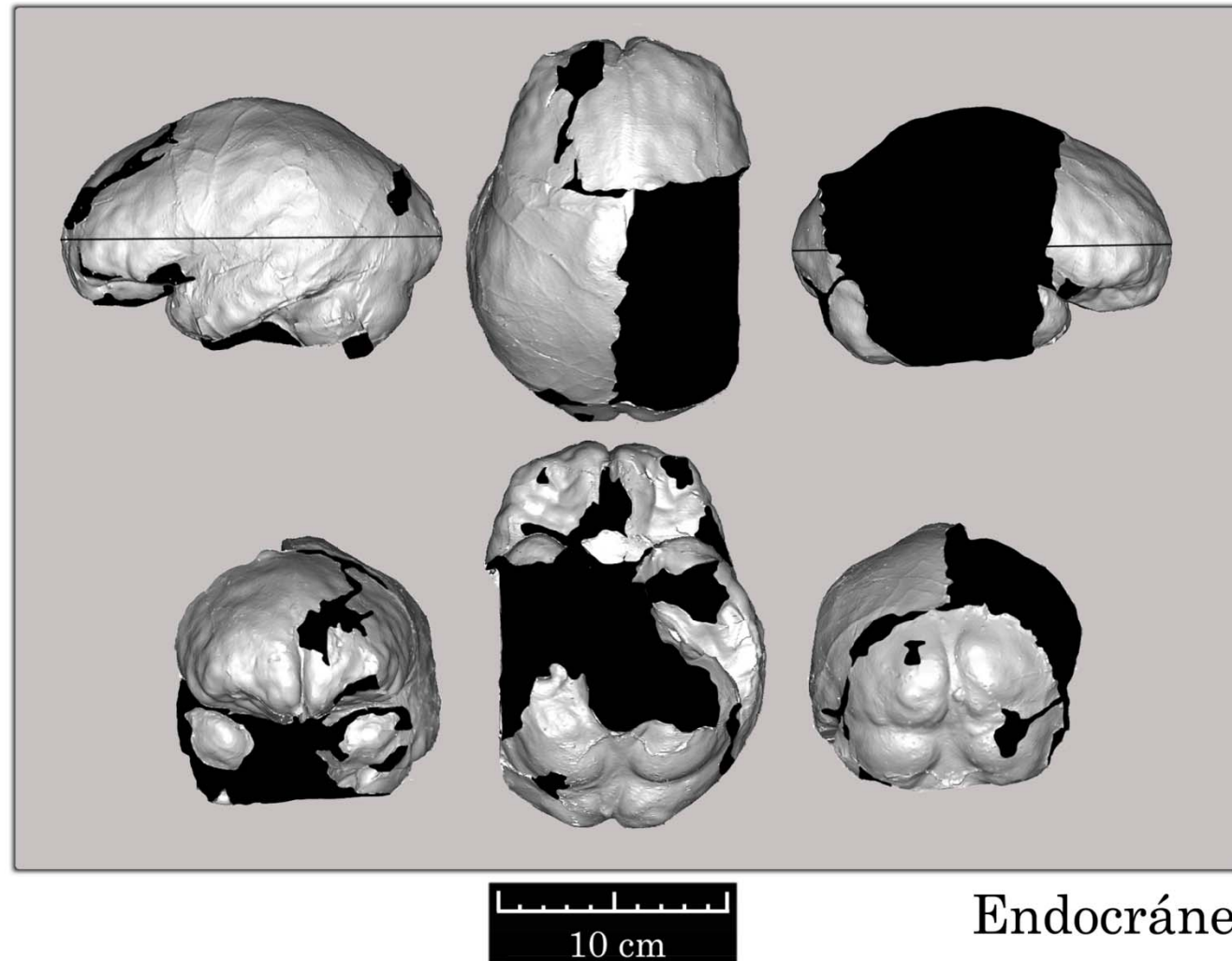


Figura 2.16.

Endocráneo 17

2.2. Material de comparación

2.2.1. Introducción

Los moldes endocraneales virtuales de los humanos de La Sima de los Huesos han sido comparados con otros moldes endocraneales tanto físicos como virtuales.

Algunos trabajos orientados concretamente a la comparación de las diferencias entre las medidas tomadas sobre moldes endocraneales físicos y el mismo ejemplar virtual, han concluido un alto nivel de precisión con apenas diferencias entre los resultados físicos y virtuales (Falk *et al.*, 2000; Weber *et al.*, 1998; Schoenemann *et al.*, 2007).

Por lo tanto a priori, parece no existir inconveniente en el uso combinado de ambas mediciones para los mismos análisis, teniendo en cuenta que han sido tomadas por la misma persona y bajo el mismo criterio.

Las mediciones sobre los moldes endocraneales físicos han sido tomadas con un calibre usado normalmente en craneometría.

Las mediciones realizadas sobre los moldes endocraneales virtuales, se han tomado localizando sobre el molde los puntos extremos de una determinada dimensión, y el mismo programa usado establece la medida de la línea que los conecta.

En algunas colecciones craneales, sin molde endocraneal físico ni tomografías disponibles, se han tomado las medidas directamente sobre la pared interna del cráneo, al no disponer de molde positivo de la cavidad. Este ha sido el caso de parte del material usado para el análisis del sistema sanguíneo -que se verá en el capítulo 7- perteneciente al yacimiento del Monasterio de San Pablo en Burgos.

Por otro lado, se han realizado reconstrucciones virtuales tridimensionales de algunos individuos del registro fósil y también de ejemplares modernos. Las medidas en este caso se han tomado utilizando las herramientas destinadas para tal fin, que son proporcionadas por el propio programa informático con el que se ha obtenido la reconstrucción (MIMICS 10.1)

Para terminar, la bibliografía ha sido importante también a la hora de extraer medidas y descripciones de los caracteres que se han tenido en cuenta.

2.2.2. Moldes cerebrales físicos. Colecciones.

Los moldes endocraneales físicos utilizados, proceden de colecciones conservadas en diversos departamentos y laboratorios localizados en Francia (ver tabla 2.3).

- Département de Préhistoire del Museum National d'Histoire Naturelle (Paris) **DPMH**;
- Laboratoire d'Anthropologie in Museum National d'Histoire Naturelle (Paris) **LAMH**;
- Institut de Paléontologie Humaine (Paris) **IPH**;
- Laboratoire Départemental de Préhistoire (Nice) **LDP**;

2.2.3. Moldes endocraneales virtuales. Reconstrucciones tridimensionales.

Los moldes endocraneales virtuales se han obtenido a partir de las tomografías realizadas a los cráneos fósiles (el proceso de reconstrucción se explica en el capítulo 3.)

- Algunos de ellos proceden de una relación comercial con el Departamento de Antropología de la Universidad de Viena (**VAA**)
http://www.virtual-anthropology.com/3d_data/3d-archive

- y otros proceden de intercambios entre Instituciones (Petalona).

Además de individuos fósiles, se ha usado un conjunto de 4 cráneos modernos, procedentes del osario de una iglesia de la localidad de Sepúlveda (Segovia, España) de época Medieval, y que se encuentran depositados en el Centro Mixto UCM-ISCIH de Investigación sobre la Evolución y el Comportamiento Humanos en Madrid.

- Centro Mixto UCM-ISCIH de Investigación sobre Evolución y Comportamiento Humanos (Madrid) (**CM-ECH**).

Estos 4 individuos modernos fueron preseleccionados por su capacidad craneal para realizar análisis comparativos con los endocráneos más completos de La Sima de los Huesos.

Usando semillas y rellenándolos de manera tradicional, se pudo previamente calcular el volumen endocraneal de varios cráneos de esta población, y se seleccionaron un individuo masculino y otro femenino con una capacidad craneal muy próxima a los cráneos 4 y 5 de La Sima de los Huesos.

2.2.4. Material endocraneal óseo

En el apartado del estudio del sistema sanguíneo, se analizaron las escamas occipitales de una serie de individuos de distintas edades (tabla 2.2.). Al ser fragmentos sueltos no se realizaron tomografías, y las mediciones fueron tomadas directamente sobre la superficie endocraneal, con un calibre de uso común en craneometría. Proceden de la excavación del antiguo Monasterio de San Pablo (SP), localizado en la ciudad de Burgos, y de época Medieval y se encuentran depositados en: Laboratorio de Evolución Humana, Edificio I+D+I, Burgos. (**LEH**)

2.2.5. Muestra total de estudio

La tabla A.2.1. (en Anexos) muestra todos los ejemplares que han sido considerados para este trabajo, tanto para análisis morfológicos como para análisis métricos. Se ha establecido un orden cronológico, desde los más primitivos hasta los más modernos.

- ✓ En primer lugar se presenta el nombre del ejemplar;
- ✓ luego se designa la especie a la que se considera que pertenece;
- ✓ después la etapa geocronológica a la que se adscribe el ejemplar;
- ✓ posteriormente se da el dato del volumen endocraneal de cada individuo, con la referencia bibliográfica donde ha sido extraído;
- ✓ nomenclatura del grupo donde se ha encajado cada ejemplar para facilitar los posteriores análisis estadísticos;
- ✓ la localización Institucional del ejemplar;
- ✓ abreviatura usada.

SIGLA	EDAD
02.25 / 1-250 / 7504	2-3
02.25 / 1-250 / 7529	3-4
02.25 / 1-250 / 7592	3-4
02.25 / 1-250 / 7532	3-4
02.25 / 1-250 / 7558	4-5
02.25 / 1-327 / 7581	8-9
02.25 / 1-250 / 7606	10-11
02.25 / 1-250 / 7615	11-12
02.25 / 1-250 / 7511	11-12
02.25 / 1-405 / 7712	11-12
02.25 / 1-350 / 7538	12-13
02.25 / 1-350 / 7708	14-15
02.25 / 1-250 / 7591	15-16
02.25 / 1-350 / 7628	Adulto joven femenino
02.25 / 1-350 / 7613	Adulto joven masculino
02.25 / 1-350 / 7628	Adulto
02.25 / 1-250 / 7533B	Adulto femenino
02.25 / 1-250 / 7579	Adulto femenino
02.25 / 1-250 / 7512	Adulto femenino
02.25 / 1-250 / 7601	Adulto femenino
02.25 / 1-350 / 7603	Adulto femenino
02.25 / 1-250 / 7510	Adulto masculino
02.25 / 1-250 / 7571	Adulto masculino
02.25 / 1-250 / 7506	Adulto masculino
02.25 / 1-250 / 7611	Adulto masculino

Tabla 2.2. Los restos craneales del Monasterio de San Pablo (SP) seleccionados por edad para el análisis de los senos venosos duros del sistema sanguíneo. Datos procedentes de la tesis doctoral de García-González (2013).

Capítulo 3.

Métodos.

3.1. Metodología general para la obtención de los endocráneos de estudio

3.1.1. Introducción y antecedentes

El desarrollo de la antropología virtual a lo largo de las últimas décadas, (Wind & Zonneveld, 1985; Zonneveld, & Wind, 1985; Zonneveld *et al.*, 1989; Spoor *et al.*, 1993; Thompson & Illerhaus, 1998; Ponce De León & Zollikofer, 1999; Conroy *et al.*, 2000a; 2000b; Tobias, 2001; Weber, 2001; Weber *et al.*, 2001; Bräuer *et al.*, 2004; Falk & Clarke, 2007...etc.) ha ampliado las posibilidades en el estudio del registro fósil.

Las tecnologías aplicadas permiten varias cosas: la accesibilidad a todas las estructuras del hueso (incluso las ocultas), la disposición permanente del objeto virtual y la exactitud y reproducibilidad en la toma de las medidas (Weber *et al.*, 2001).

La *Computed-Assisted Paleoanthropology* (en adelante CAP) o Paleontología computerizada se desarrolló como una combinación de metodologías no-invasivas para reconstruir ejemplares fósiles fragmentarios, en el espíritu de la ingeniería inversa (Zollikofer, 2002). CAP combina imagen médica con gráficos computerizados y tecnología de prototipado rápido: los datos 3d son adquiridos con tomografía computerizada (en adelante TC) que permite un muestreo no invasivo de datos tanto externos como internos de los ejemplares fósiles.

La TC por tanto, es una herramienta muy útil para el estudio endocraneal, ya que de una manera no destructiva, vamos a poder registrar las estructuras internas con suficiente detalle para reconstruirlas posteriormente (Zonneveld & Wind, 1985).

La adquisición de los datos de un ejemplar fósil en CAP, ha alcanzado un alto nivel de eficacia, precisión y reproducibilidad. De esta forma, CAP ha permitido el análisis de los volúmenes endocraneales y las superficies de los moldes endocraneales (brain endocast) y, junto con el uso del software diseñado para reconstrucción 3D, ha sido posible el estudio de los rasgos internos y la generación de los moldes endocraneales virtuales de varios cráneos y endocráneos del registro fósil mundial.

Véanse como ejemplos: Dmanisi (Grimaud-Hervé *et al.*, 2006; Grimaud-Hervé & Lordkipanidze, 2010), Sambungmacan 3 (Broadfield *et al.*, 2001), Bodo (Conroy *et al.*, 2000b), Petralona y Broken Hill (Seidler *et al.*, 1997), Saccopastore (Manzi *et al.*, 2001; Bruner *et al.*, 2001), Le Moustier 1 (Ponce de León & Zollikofer 1999), Mojokerto (Balzeau *et al.*, 2005), Hexian (Xiujie Wu *et al.*, 2006), LB1 (Falk *et al.*, 2005), la última reconstrucción virtual del niño de Taung (Falk & Clarke 2007), el endocráneo de MH1 (*Australopithecus sediba*) (Carlson *et al.*, 2011) ...y un largo etc.

De la misma manera, se ha aplicado esta tecnología a los cráneos de La Sima de los Huesos, para permitir el análisis de los rasgos endocraneales, que nos ayuden a completar el estudio de este conjunto de individuos.

3.1.2. Adquisición de imágenes

3.1.2.1. Tomografía axial computarizada (TAC)

Tomografía: Del griego τόμος (*Tomos*), corte o sección y *Grafía*; representación gráfica.

Axial: Perteneciente o relativo al eje.

Computarizada: Computarizar; Someter datos al tratamiento de una computadora.

(Fuente: *Diccionario de la Lengua Española, por la Real Academia Española de la Lengua*).

Jiménez-Castellanos (1981) resume este proceso en su manual sobre la tomografía axial computarizada, *como un tubo de rayos X que emite un haz fotónico, el cual, tras atravesar la materia explorada es recogido previa atenuación, mediante un sistema detector que envía la información a un computador, encargado de efectuar complejas operaciones matemáticas y transformar las cifras en una imagen que nos sirve un aparato de reproducción.*

La tomografía axial computarizada (TAC), es una modalidad de diagnóstico por imagen, que proporciona imágenes de cortes transversales que representan el coeficiente de atenuación de los tejidos (propiedad de absorber el haz de rayos) en el plano representado. La TAC no sufre la superposición de estructuras fuera del plano de interés, como sí ocurre en la radiografía tradicional. Esta cualidad, permite a la TAC detectar pequeños cambios en la diferencia de densidades. La imagen tomográfica computarizada se reconstruye por un ordenador a partir de la transmisión de datos del rayo-X obtenidos durante el escaneado (Zonneveld & Wind, 1985). Por lo tanto, las dos circunstancias que determinan las características fundamentales de la imagen de la TAC son que la imagen latente es captada por unos sensores conectados a un ordenador, y que el tubo emisor de la radiación no permanece estático como en la radiografía (lo que produce una imagen plana «instantánea», como si fuera una fotografía), sino que se mueve alrededor del área de interés.

Esto hace que el área explorada se convierta en un volumen constituido por una matriz de volúmenes más pequeños denominados vóxeles. Por analogía, la imagen radiográfica digital es una imagen plana que está constituida por unas unidades mínimas de superficie denominadas píxeles (Arana-Fernández De Moya *et al.*, 2006). Otros autores, como Doyon *et al.*, (1995) precisan que en función de las cifras periféricas de absorción medidas por los detectores, el ordenador calcula las diferentes densidades encontradas por la radiación en cada unidad de volumen, lo que denominamos vóxel, y al píxel lo define como la superficie de la base del vóxel.

3.1.2.2. Parámetros

- ♦ **La matriz (matrix)** de las unidades que nos podemos encontrar en la tomografía comúnmente usada, van a variar entre 256x256, 512x512 y 1024x1024 píxeles, lo que da una cantidad de vóxeles de 65.536, 262.144 y 1.048.576 obteniendo cada vez una mayor definición de la imagen.
- ♦ **El grosor del corte (slice thickness)** indica la distancia entre cada toma de imágenes o corte tomográfico. Cuanto mayor sea su valor, menor resolución se obtiene posteriormente en el objeto virtual.

Determina el volumen del vóxel o lo que es lo mismo, la anchura del corte. Se mide en mm.

Las primeras aplicaciones de esta técnica en estudios sobre fósiles, se realizaron usando tomógrafos médicos, con las limitaciones que éstos presentan, ya que para reducir el tiempo de exposición a los rayos X de los pacientes vivos, los grosores de corte que usan son elevados, desde los 8 mm en los más antiguos, hasta los 0.5 mm en los más modernos (Zonneveld & Wind, 1985; Le Floch-Prigent, 1989). Con el tiempo, y el desarrollo de la tomografía industrial y la microtomografía, destinada a tomografiar otro tipo de objetos más pequeños, se ha ampliado el rango de corte hasta los 200 μm (Sporer *et al.*, 2000; Mazurier *et al.*, 2006) mejorando mucho la definición de la posterior reconstrucción, aunque el tiempo de exposición se ha incrementado también.

- ♦ **Intervalo (Interval):** Determina la distancia entre un corte y otro. Puede dejarse una gran distancia entre un corte y otro lo que nos dejaría zonas sin estudiar, pero también se pueden hacer cortes solapados o continuos. P.ej.: Un grosor de 10mm con un intervalo de cada 10mm sería un estudio con cortes seguidos sin dejar zonas sin estudiar. Con un grosor de 5mm, y un intervalo de cada 3mm, nos daría como resultado un estudio con imágenes solapadas de un corte sobre otro, lo cual nos permitiría hacer una buena reconstrucción 3D. La parte negativa es que estaríamos irradiando algunas zonas por duplicado.
- ♦ **Campo de visión (F O V = Field of view):** Determina el diámetro del corte y depende de la zona de estudio. Cuanto más amplio sea el FOV más pequeña se verá la imagen en la pantalla que al ampliarla perderá resolución.
- ♦ **Kv y mA:** Corresponden a las características del disparo, como cualquier aparato convencional, con la salvedad de que prácticamente el aparato ya tiene establecidas dichas características de forma protocolizada para cada tipo de exploración, aunque se pueden variar manualmente.

- ♦ **Tiempo:** El tiempo del disparo corresponde al tiempo de barrido. Entre disparo y disparo existe un tiempo de espera que corresponde al tiempo de enfriamiento y éste está relacionado con la capacidad de enfriamiento del tubo y con la técnica utilizada.

Los tomógrafos y parámetros que se han usado para la toma de imágenes de los cráneos de La Sima de los Huesos, han sido los siguientes:

- **Tomógrafo CT Scanner Toshiba Xpress/GX** situado en el Hospital "12 de Octubre" de Madrid. Requerido en el año 1999 para tomografiar los cráneos 4 y 5, los parámetros que se usaron entonces fueron: un grosor del corte (Slice thickness) de 1.0 mm, un espacio entre los cortes (Slice space) de 1.0 mm, un campo visual (FOV) de 239.616 mm, tamaño de píxel (Pixel size) de 0.468 mm, y una dimensión de la imagen de 512 x 512 píxeles. Las imágenes, fueron exportadas en formato DICOM, que es una interfaz de datos estándar para imágenes médicas, y archivadas en un CD.
- **Tomógrafo industrial MU 2000-CT YXLON International** localizado en la Escuela Politécnica Superior de la Universidad de Burgos. Se realizaron en 2006 las tomografías al resto de cráneos que componen la muestra de La Sima de los Huesos, hasta el individuo 15. Los parámetros usados fueron: un grosor del corte (Slice thickness) de 0.50 mm, un espacio entre los cortes (Slice space) de 1.0 mm, un campo visual (FOV) de 258.80 mm, tamaño de píxel (Pixel size) de 0.217 mm, y una dimensión de la imagen de 1024 x 1024 píxeles. Estos parámetros han dado como resultado un mayor número de imágenes a tratar, pero a cambio se ha obtenido una mayor resolución en las tomografías.

También se tomografiaron en este último aparato la muestra comparativa de los cráneos de época Medieval del yacimiento de Sepúlveda, SEP (Segovia) con los mismos parámetros y protocolo.

3.1.3. Tratamiento/Procesamiento de imágenes.

3.1.3.1. Reconstrucción y análisis a partir de las tomografías.

Un primer paso en la reconstrucción 3D de imágenes a partir de TAC, es la manipulación de los datos de las imágenes 2D. El volumen de datos 2D obtenido gracias a la TAC, se transfiere a una estación de trabajo (ordenador) donde se procesarán las imágenes axiales para obtener reconstrucciones multiplanares y 3D. Las imágenes en 3D van a ser generadas por unos algoritmos de reconstrucción que darán lugar a la representación volumétrica (volume rendering).

Hay varias técnicas de manipulación de la imagen 3D:

- ♦ **SSD (Shaded surface display)** también conocido como la **representación o renderizado** (generar una imagen 3d) **de superficie**, fue la primera técnica de renderizado aplicado a conjuntos de datos médicos. Es un proceso en el que se determinan superficies aparentes dentro de un volumen de datos y se expone una imagen que representa las superficies derivadas. Proceso muy rápido y con flexibilidad en el renderizado de la imagen. Se le critica que la superficie se deriva de sólo un pequeño porcentaje de los datos disponibles, con lo que no es adecuado para la visualización de estructuras que no tienen superficies bien diferenciadas naturalmente.

“La imagen 3D vista con la reconstrucción de superficie muestra solo la parte externa del objeto, no pudiéndose analizar las estructuras internas del objeto estudiado. Por tanto, si representamos una estructura ósea, podremos examinar su superficie, pero no el hueso trabecular si realizamos un “corte” sobre la misma. En esta técnica se utiliza menos del 10% de los datos disponibles. A cambio, al manejar pocos datos, presenta como ventaja una velocidad superior a otras técnicas en la representación 3D y en el manejo de la imagen (Escobar & Aristizabal, 2005).”

♦ **MIP (máximum intensity projection) o proyección de máxima intensidad**

“es una técnica de representación tridimensional que evalúa cada vóxel a lo largo de una línea desde el ojo del observador a través del volumen de datos y selecciona el valor máximo de vóxel, que es el que se representa. Su principal limitación es que se representara únicamente el material con mayor densidad a lo largo del rayo, y por lo tanto puede perderse mucha información de voxels que queden atenuados (Escobar & Aristizabal, 2005).”

♦ **3D Volume rendering o renderizado de volumen (representación volumétrica).**

Los datos de una imagen médica digital son adquiridos y manipulados en una matriz de volumen de elementos que son los vóxeles. Una imagen se construye analizando cada vóxel y proyectando el resultado en una superficie bidimensional subdividida en elementos de imagen que son los píxeles.

“Esta técnica de representación tridimensional toma todo el volumen de datos y suma la contribución de cada vóxel a lo largo de una línea desde el ojo del observador a través del volumen de datos y representa la composición resultante para cada píxel de la pantalla. Para manejar estos volúmenes de información son necesarios procesadores muy potentes, este es el motivo por el que esta técnica ha sido la última en incorporarse al resto de técnicas 3D (Escobar & Aristizabal, 2005).”

Con esta técnica obtenemos todo el volumen del objeto, tanto de la superficie como de las regiones interiores, por lo que esta técnica es la que nos va a permitir obtener imágenes del interior del cráneo y así reconstruir y obtener los moldes endocraneales.

Las operaciones con imágenes 3D se pueden clasificar en tres puntos básicos: **pre-procesado, procesado o segmentación y post-procesado o detección de límites** (Jiing-Yih Lai *et al.*, 1999; Escobar & Aristizabal, 2005). Tanto el preprocesado como el procesado se realizan en la consola del Tomógrafo, mientras que el post-procesado se realiza por medio de una estación de trabajo.

3.1.3.1.1. Pre-procesado

Las operaciones de preprocesado van dirigidas a la obtención del volumen objeto de estudio. Jiing-Yih Lai *et al.*, (1999) indican que antes de la manipulación y extracción de la información de una imagen, se requiere un pre-procesamiento para mejorar la imagen tanto como sea posible.

El preprocesado de datos comprende dos pasos como son el posicionamiento del fósil y la adquisición de los datos.

- ♠ *Colocación del fósil:* para facilitar la posterior reconstrucción 3d y el estudio tanto individual como comparativo de los moldes cerebrales, se estableció un protocolo de posicionamiento para los cráneos en el tomógrafo, siguiendo el llamado Plano de Frankfurt (Punto infraorbitario - borde superior del conducto auditivo externo).

Desgraciadamente la mayoría de los cráneos de La Sima de los Huesos no presentan los dos puntos anatómicos craneales necesarios. Su colocación se realizó tratando de situarlos lo más próximo posible a dicho plano.

- ♠ *La adquisición de la imagen,* de la que ya hemos hablado anteriormente, consiste en realizar una buena toma de los datos, que se basa en la obtención de las imágenes en 2D. También Jiing-Yih Lai *et al.*, (1999) destacan la necesidad de extraer la información del contorno de cada imagen 2D, con la que se reconstruirá la superficie del modelo del tejido duro, o del cráneo en nuestro caso.

Para ello los equipos han mejorado tanto en “hardware” como en “software”, de tal forma que cada vez podemos obtener cortes más finos y con mayor calidad de imagen.

3.1.3.1.2. Procesado

El procesado de datos, según Escobar & Aristizabal, (2005) comprende dos pasos que son la visualización y la reconstrucción de los datos.

Visualización: Contiene los procesos de asimilación y comprensión de las imágenes 2D (tanto los cortes axiales como los multiplanares).

Reconstrucción: Se realiza por medio de un algoritmo que transforma un volumen de datos en otro. Las características que se le den a la imagen, determinaran la calidad de las imágenes 3D.

Ambos procesos se han llevado a cabo utilizando un software médico de visualización y tratamiento de imágenes, denominado MIMICS (Materialise Interactive Medical Image Control System), Leuven (Belgium) en su versión más reciente (v. 14.0)

Los pasos que hemos seguido para la visualización y reconstrucción de los datos, comienzan con la importación de las imágenes 2D en el programa informático. Seleccionamos las imágenes en formato *.flt* (float) que son las que contienen un mayor número de decimales que retienen más información de la imagen.

Introducimos los parámetros que caracterizan cada uno de los conjuntos tomográficos que se han adquirido, tales como el tamaño de píxel, el grosor del corte, o el tamaño de la matriz de datos, para que el ordenador pueda reconocer y establecer las características de las imágenes que va a procesar.

Posteriormente, y una vez que el ordenador ha procesado el número de imágenes con las que cuenta el proyecto que hemos cargado, mostrará cada uno de los cortes tomográficos obtenidos con una calidad de imagen basada en los valores de grises de los píxeles a partir del número de hounsfields (medida de la absorbencia de los rayos-X por un tejido, que indica su densidad. El número de hounsfields va desde -1000 el aire a +1000 el hueso), obtenidos en el TAC gracias a los parámetros que previamente se seleccionaron.

Tras introducir los datos de la orientación original en la que se dispuso el cráneo en el tomógrafo (superior, inferior, derecha, izquierda, anterior y posterior) en una pantalla con 3 bloques donde vemos los cortes axiales, coronales y sagitales (éstos dos últimos procesados tras una reelaboración de los datos obtenidos axialmente), obtenemos el proyecto finalmente cargado en el programa, donde ya podemos comenzar con el siguiente paso: el post- procesamiento de las imágenes y obtención del objeto virtual tridimensional.

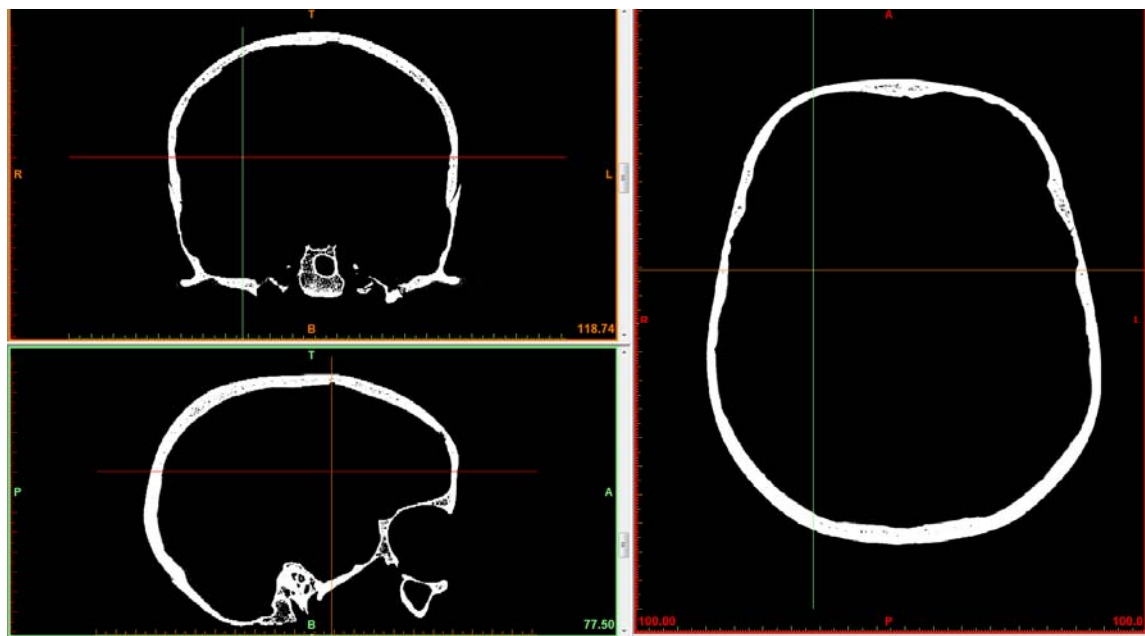


Figura 3.1. Imagen de los tres cortes tomográficos en la pantalla del programa de reconstrucción 3d.

3.1.3.1.3. Post-procesado

Siguiendo a Escobar & Aristizabal, (2005), esta fase comprende las acciones dirigidas al montaje y manipulación para permitir el posterior análisis de la imagen 3D.

- ♦ *Montaje 3D:* Una vez obtenidas las reconstrucciones de los cortes axiales se suman una a una y con el resultado de esta operación se obtendrá una imagen en 3D. Este proceso es automático y se realiza por medio de la estación de trabajo.

- ♦ *Manipulación del 3D*: Se compone de las operaciones dirigidas a la transformación de la imagen 3D. El primer paso ha de ser seleccionar un protocolo adecuado para el tipo de estructuras que deseemos estudiar, gracias a una gran cantidad de herramientas (recorte, aplicación de umbrales...) podremos aislar las diferentes estructuras y quedarnos sólo con las que necesitemos, este tipo de herramientas se basa en el grado de opacidad de cada estructura.

3.1.3.1.3.1. Obtención del cráneo virtual

Jiing-Yih Lai *et al.*, (1999) consideran la segmentación como parte de esta fase, siendo un proceso usado para dividir los datos de la imagen en regiones, que representan secciones de diferentes tejidos. La segmentación se utiliza para identificar los píxel que corresponden a un determinado tejido en cada una de las imágenes, para luego manipular la imagen usando un valor de umbral especificado que extraiga los píxeles que pertenecen al tejido considerado.

El proceso de manipulación, una vez cargadas las imágenes e introducidos los parámetros para su correcta visualización, comienza con la segmentación del cráneo (aislando el material óseo representado en los cortes tomográficos) y el aire circundante y soportes usados en la adquisición del TAC. Para ello, se crea una capa que lleva asignado un color. En esa capa se selecciona el nivel de umbral donde el color cubre los píxeles que nos interesa destacar de la imagen, en el caso del cráneo, será el hueso.

Gracias a que la distinta densidad de los materiales tomografiados (medidos en unidades Hounsfield) se representa en una escala de grises, podemos seleccionar manualmente el rango de valores de esa escala que se ajusta mejor al material óseo del cráneo fósil, de manera que se destaca su densidad sobre el resto de materiales representados en los cortes. Una vez cubiertos, queda aislada bidimensionalmente la estructura cuyos píxeles quedan incluidos dentro del rango del umbral definido y estarán seleccionados de manera automática en todos los cortes tomográficos que presenten ese nivel de densidad.

Métodos

Tras este paso, muy importante para la posterior visualización de los detalles en el modelo tridimensional, el programa va a unir cada uno de los cortes tomográficos, axiales, coronales y sagitales, y reconstruirá el objeto virtual aislado, cuyos vóxeles representarán la calidad del umbral previamente definido.

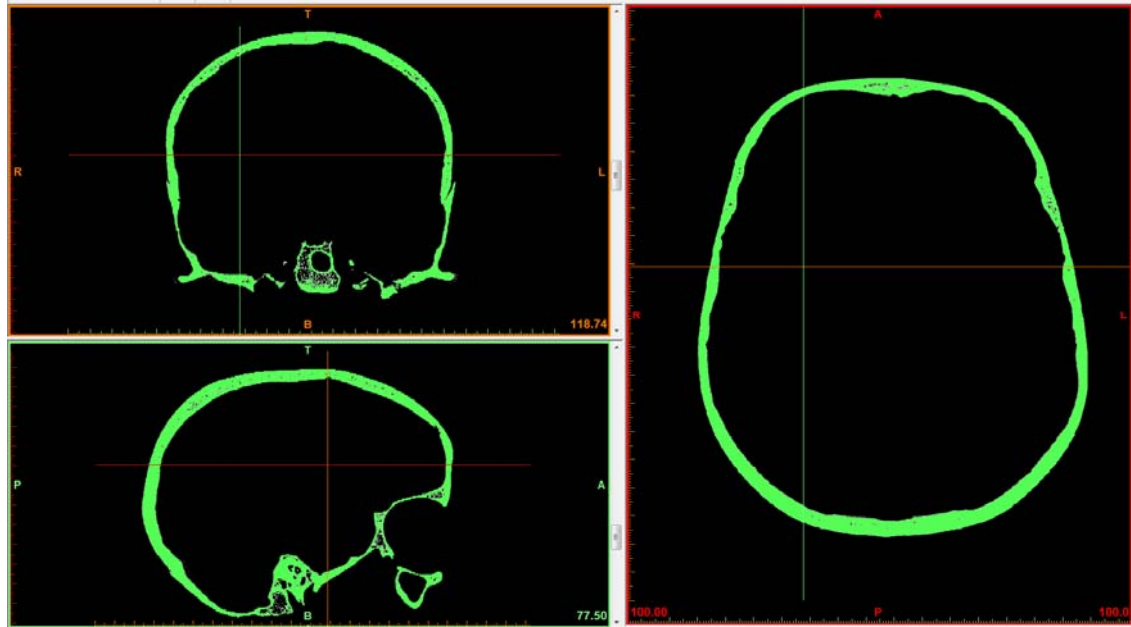


Figura 3.2. Asignación de un color (en este caso verde) a los píxeles que forman parte del cráneo.

El modelo virtual que se obtiene es el siguiente:

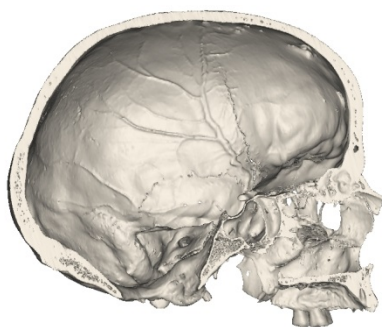


Figura 3.3. Modelo virtual: Reconstrucción virtual de un cráneo de *Homo sapiens*.

3.1.3.1.3.2. Obtención del endocráneo virtual

La obtención del molde endocraneal o endocráneo (*brain endocast*) presenta algunas variaciones en el tratamiento de las imágenes tomográficas, ya que a diferencia de la segmentación del cráneo, que se realiza de manera automática en todas las imágenes tras haber seleccionado los valores del umbral, en este caso hay que trabajar sobre cada uno de los cortes tomográficos, seleccionando manualmente la región de vacío que representa la cavidad endocraneal que fue ocupada por el cerebro. Además, en los cráneos fósiles hay que sumar una dificultad extra, ya que generalmente los cráneos están incompletos, o presentan fracturas importantes, que hay que tratar de manera individual en cada corte tomográfico para cerrar la caja cerebral previamente a la selección de su contenido en cada imagen, y que permitirá la posterior composición del cerebro virtual.

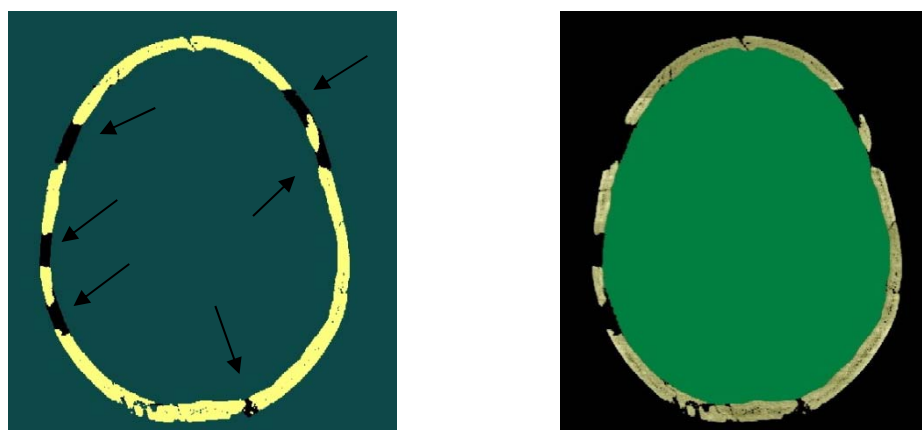


Figura 3.4. Izquierda: Cierre previo de fracturas (en negro) en el cráneo (en amarillo).

Derecha: Posterior aislamiento y extracción del “vacío endocraneal” en un corte tomográfico. (en verde: relleno del endocráneo)

El modelo virtual que se obtiene es el siguiente:

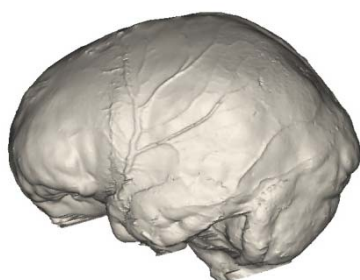


Figura 3.5. Modelo virtual: Reconstrucción virtual del molde endocraneal del cráneo de la Figura 3.3.

3.2. Metodología concreta para el análisis de los endocráneos en cada uno de los estudios propuestos.

A lo largo de esta tesis se contemplan una serie de estudios que, aunque llevados a cabo sobre el mismo material, centran su interés en aspectos muy diferentes siendo estos morfológicos, métricos y fisiológicos.

Es por esto que se ha decidido explicar la metodología aplicada en cada estudio dentro del capítulo correspondiente.

De esta manera, en el capítulo 4 se realiza un análisis morfológico de los endocráneos analizando tanto su forma general, como estructuras y rasgos característicos de cada lóbulo.

En el capítulo 5 se explica cómo se obtienen las variables métricas endocraneales, y se analiza el comportamiento de estas variables bajo distintos análisis estadísticos. Estas dimensiones endocraneales permiten hacer además otros estudios que consideran la reorganización cerebral, la alometría y los índices endocraneales.

El capítulo 6 explica el protocolo desarrollado y utilizado para la estimación de los volúmenes encefálicos de toda la muestra de endocráneos de la colección de estudio.

En el capítulo 7 se estudian algunos componentes del sistema sanguíneo cerebral como son las venas meníngeas medias y los senos duros, con métodos de análisis métrico y morfológico muy diferentes a los utilizados en capítulos anteriores.

Finalmente en el capítulo 8, se analizan las asimetrías de dos caracteres cerebrales: las petalias bajo un análisis métrico y el área de Broca bajo un análisis morfológico, análisis específicos para esos rasgos y muy diferentes de los utilizados en capítulos anteriores.

La disparidad en la metodología aplicada en cada tipo de estudio ha hecho que las consideremos de manera aislada para una mejor explicación y desarrollo.

Capítulo 4.

Estudio morfológico

En este capítulo se describen varios rasgos que forman parte de la morfología general de los endocráneos. Su desarrollo o variación nos da información a nivel evolutivo cuando son comparados con otras especies o grupos humanos fósiles.

El endocráneo puede ser tratado como un todo, analizando así rasgos que consideran su morfología completa, como pueden ser su forma, la localización de la anchura máxima, o la disposición y desarrollo de los cuerpos de Pacchioni.

Pero la disposición y marcaje de algunos surcos que son importantes, como el Surco Lateral o Fisura de Silvio, el Surco Central o Cisura de Rolando, o el Surco Parieto-occipital, permiten determinar la extensión de los diferentes lóbulos cerebrales y por tanto un análisis más concreto de las áreas que lo forman.

4.1. Forma del endocráneo y localización de la anchura máxima

4.1.1. En vista superior

4.1.1.1. Introducción y antecedentes

La craneometría clásica ha utilizado los diseños craneales de acuerdo con Sergi, (1919) (figura 4.1.) para clasificar la morfología craneal (en vista superior).

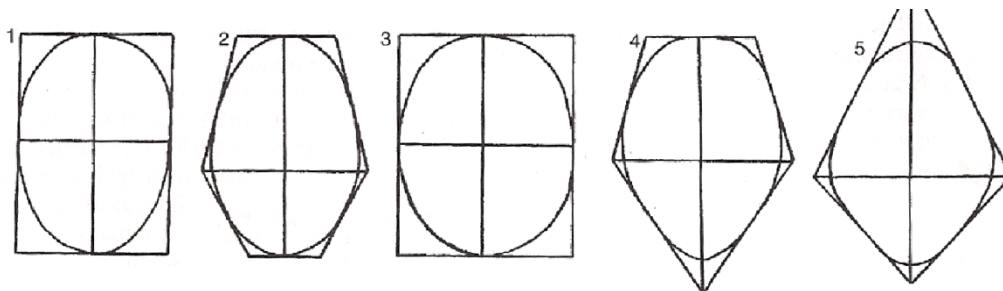


Figura 4.1. Diseños craneales. Sergi (1919): 1. elipsoide; 2. ovoide; 3. esferoide (globular); 4. pentagonoide; 5. romboide.

El cerebro y el cráneo mantienen una estrecha relación en su desarrollo, por lo que su morfología está muy relacionada (Enlow & Hans, 1996; Bruner, 2003),

aunque en algunos grupos se desarrollan superestructuras en el cráneo que pueden modificar esa relación a nivel exterior (ver Fig. 4.2.).

Partiendo de esta idea, se podrían usar los mismos diseños craneales para clasificar la morfología general de los endocráneos y localizar su anchura máxima.

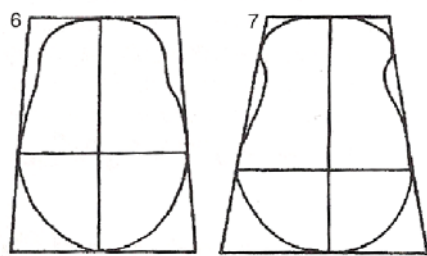


Figura 4.2. Diseños craneales. Sergi (1919):
6. bursoide; 7. esfenoide.

4.1.1.2. Métodos

En los diseños craneales propuestos por Sergi, (1919) aparecen destacadas las longitudes y anchuras máximas craneales. Teniendo en cuenta estos dos factores, hemos establecido un protocolo de trabajo en el que dividimos al endocráneo en tres partes iguales a partir de la longitud total. Debido a esto, necesitamos los puntos más extremos del endocráneo tanto en la región frontal como en la occipital y por ello se requiere que ambas regiones se encuentren completas en los ejemplares fósiles.

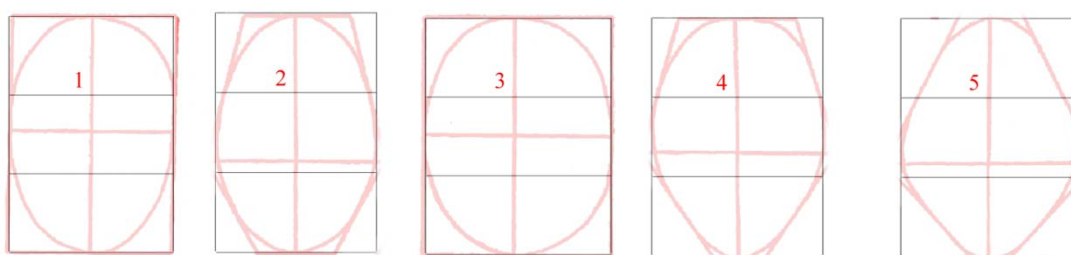


Figura 4.3. Los moldes endocraneales se han dividido en 3 secciones iguales (a partir de la longitud máxima), para localizar dónde se sitúa la anchura máxima.

De esta forma, la anchura máxima queda localizada de manera más concreta en uno de estos tres sectores.

Después, junto con la localización de la anchura, el desarrollo de las regiones anterior y posterior permite encajar la forma del endocráneo en uno de estos diseños.

4.1.1.3. Material

4.1.1.3.1. En La Sima de los Huesos.

Teniendo en cuenta que sólo los individuos con frontales, occipitales y regiones laterales completas pueden ser incluidos en este estudio, han sido analizados los endocráneos 4, 5, 6, 7, 9, 11, 14, 16 y 17 de La Sima de los Huesos. En los individuos 7, 11, 16 y 17 se realizó previamente su imagen especular.

4.1.1.3.2. Material comparativo

Varios individuos de todo el registro fósil han sido incluidos en este estudio aplicando el mismo protocolo que para La Sima de los Huesos.

Homo primitivos

KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, KNM-ER 3733, KNM-ER 3883, KNM-WT 15000.

Homo erectus

Modjokerto, Sambungmacan 3, Trinil 2, Ngandong 1, Ngandong 5, Ngandong 6, Ngandong 7, Ngandong 11, Ngandong 12, Sangiran 2, Sangiran 10, Sangiran 17, Sangiran 38, Zhoukoudian III, Zhoukoudian X, Zhoukoudian XI, Zhoukoudian XII.

Homo neanderthalensis

Ehringsdorf, La Chapelle-aux-Saints 1, La Ferrassie 1, La Quina 5, Neandertal, Teshik Tash

Homo sapiens primitivos

Skhul 1, Salé, Dolni Vestonice 2, Cro Magnon 3, Combe Capelle, Brno III, Jebel Irhoud 1, Jebel Irhoud 2, Predmost IV, Predmost III, Predmost IX, Predmost X, Qafzeh VI, Singa.

4.1.1.4. Resultados y Discusión

Como resultado se obtiene que la anchura máxima en los endocráneos de La Sima de los Huesos se localiza en la región posterior del segundo tercio en vista superior (figuras 4.4. y 4.5.). Junto con la morfología que se observa en las regiones anterior y posterior, que se estrechan en las secciones polares, encajamos estos endocráneos en una morfología ovoide.

La anchura máxima en la mayoría de los endocráneos de *Homo* primitivos, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*, y *Homo sapiens* primitivos se localiza, igual que en los endocráneos de La Sima de los Huesos, en la región posterior del segundo tercio en vista superior (Ver Figuras A.4.1, A.4.2, A.4.3, y A.4.4 en Anexos Capítulo 4).

Algunos individuos sobre todo *Homo sapiens* primitivos y *Homo neanderthalensis* muestran la anchura máxima en la región media del segundo tercio, es decir, un poco más adelantada que en los demás ejemplares.

La morfología ovoide observada en los endocráneos de La Sima de los Huesos, se da también de manera general en *Homo* primitivos, Neandertales y algunos *Homo sapiens* primitivos.

Otros ejemplares del Pleistoceno medio, como la muestra asiática de Zhoukoudian (endocráneos II, III, V, X, XI y XII) están descritos como largos y estrechos (Wu *et al.*, 2009; 2010) mostrando también una morfología ovoide en vista superior.

Hexian, un ejemplar asiático incluido en *Homo erectus*, ha sido definido como corto y ancho (Wu *et al.*, 2006), y se ha relacionado con una morfología ovoide también, pero nosotros consideramos que este ejemplar encaja mejor en el diseño globular, más que en el ovoide, de la misma forma que el endocráneo de Sambungmacan 3 que ha sido definido como globular con un aspecto más redondeado que otros endocráneos Indonesios (Broadfield *et al.*, 2001, Holloway *et al.*, 2004).

Igualmente Ceprano, se incluye en esta morfología globular dada su corta longitud hemisférica (Bruner & Manzi, 2005).

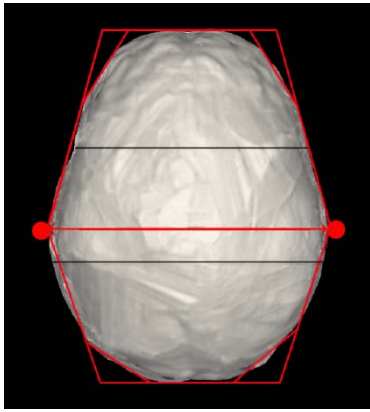


Figura 4.4. Representación de la imagen promedio de la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos.

Realizada en base a la superposición de todos los individuos de La Sima de los Huesos donde se ha podido establecer la anchura máxima.

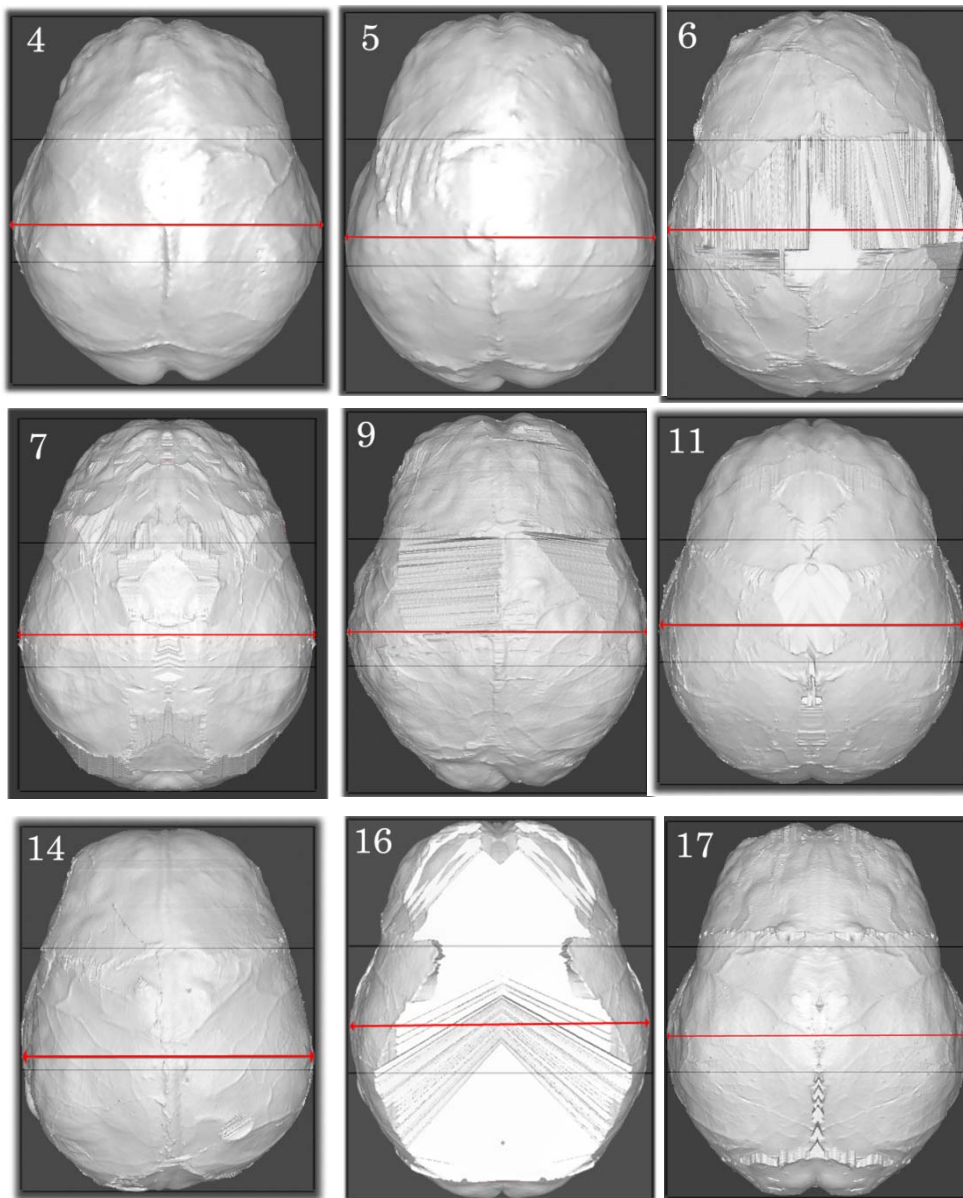


Figura 4.5. Localización de la anchura máxima en los endocráneos de La Sima de los Huesos (sin escalar). Número de endocráneo en la esquina superior izquierda.

4.1.1.5. Conclusiones

La anchura máxima en los endocráneos de La Sima de los Huesos, se localiza en la región posterior del segundo tercio de la totalidad del endocráneo considerando la vista superior. Este rasgo parece ser un carácter primitivo y se mantiene a lo largo del registro fósil. Sólo se destacan algunas variaciones en los grupos humanos más modernos (*Homo sapiens* primitivos y *Homo neanderthalensis*), donde la anchura máxima se adelanta hacia la región media del segundo tercio.

Los endocráneos de La Sima de los Huesos tienen una morfología ovoide. Este rasgo también es compartido con todos los demás grupos fósiles observados, siendo las excepciones muy limitadas y posiblemente debidas a la variabilidad de este rasgo.

4.1.2. En vista lateral y posterior

4.1.2.1. Introducción y antecedentes

Grimaud-Hervé (1997) ya se pronunciaba tras observar los endocráneos de La Sima de los Huesos disponibles en aquel momento, asegurando que en esta colección las paredes laterales del endocráneo se encuentran abiertas, y la mayor anchura se encontraba en la región intertemporal.

A partir de estas conclusiones, nos centramos en la localización de las tres circunvoluciones temporales (fig 4.6) con el fin de definir con una mayor precisión la localización exacta de la anchura máxima.

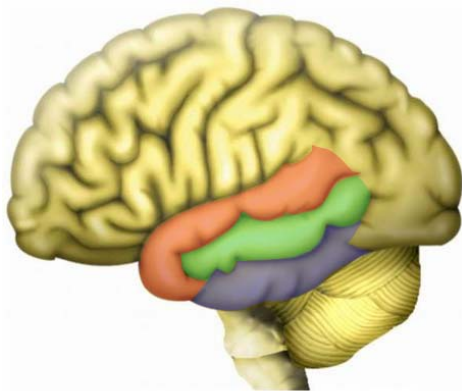


Figura 4.6. Localización de las tres circunvoluciones temporales.

- *Primera circunvolución temporal o circunvolución temporal superior (rojo)*
- *Segunda circunvolución temporal o circunvolución temporal media (verde)*
- *Tercera circunvolución temporal o circunvolución temporal inferior (azul)*

4.1.2.2. Métodos

Para poder obtener la localización de la anchura máxima en los endocráneos reconstruidos virtualmente (3D), los disponemos en vista posterior orientados en el plano coronal. De esta forma, los puntos que más se proyecten lateralmente nos estarán indicando los extremos de la anchura máxima. Al ser un objeto tridimensional, cuando se marca un punto sobre el endocráneo orientado en el plano coronal, automáticamente queda marcado también cuando se observa en el plano sagital, y de esta forma conoceremos en qué región concreta del lóbulo temporal se ha dispuesto.

Dado que la mayoría de los endocráneos utilizados como muestra comparativa son físicos y manipulables manualmente, el procedimiento para localizar la anchura máxima ha sido el siguiente: situando el endocráneo en el plano coronal en vista posterior, utilizamos un calibre para determinar la máxima distancia lateral. Esa será la anchura máxima, y los puntos donde se sitúa el calibre en ambos lados del endocráneo serán los puntos que en vista lateral nos indiquen la región exacta a la que se sitúa la anchura máxima.

4.1.2.3. Material

4.1.2.3.1. La Sima de los Huesos

Se ha podido localizar la anchura máxima en vista lateral y posterior en los endocráneos 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16 y 17 de La Sima de los Huesos. En los individuos 2, 7, 10, 11, 12, 13, 15, 16 y 17 se realizaron previamente sus imágenes especulares para determinar la anchura en vista posterior. En vista lateral se observa la disposición de la anchura máxima en el hemisferio conservado.

4.1.2.3.2. Material comparativo

Se ha localizado la anchura máxima en vista lateral y posterior en los siguientes endocráneos:

Ngandong, Swanscombe, Zhoukoudian, La Chapelle-aux-Saints 1, La Ferrassie 1, La Quina 5, Teshik Tash, Predmost, Brno III, Cro Magnon 3, Skhul I.

4.1.2.4. Resultados y Discusión

En vista lateral (Ver Figura 4.7), los puntos que más sobresalen lateralmente en los endocráneos de La Sima de los Huesos, se localizan alrededor de la región medio-posterior de la segunda circunvolución temporal.

En vista posterior (Ver Figura 4.7), la anchura máxima en los endocráneos de La Sima de los Huesos se localiza al nivel de los lóbulos temporales.

Al igual que en los endocráneos de La Sima de los Huesos, la anchura máxima se sitúa al nivel de los lóbulos temporales también en Ceprano, como un rasgo plesiomórfico según Bruner & Manzi (2005), en Hexian donde los puntos más extremos se sitúan en el límite lateral de los lóbulos temporales (Wu *et al.*, 2006) y en los endocráneos de Zhoukoudian, que también son más anchos al nivel del límite lateral de los lóbulos temporales (Wu *et al.*, 2009, 2010).

De la misma forma se ha determinado para la muestra de Ngandong y el individuo Swanscombe tras su observación.

En Neandertales, la máxima anchura endocraneal se localiza en los límites de la región temporo-parietal (región superior de los lóbulos temporales), al final de la primera circunvolución temporal cerca del parietal, como hemos podido observar en La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie 1, La Quina 5, Teshik Tash y algunos *Homo sapiens* primitivos como el grupo de Predmost.

Krapina 3 y 6 igualmente muestran esta característica según Bruner *et al.*, (2006).

En Saccopastore 1, la máxima anchura endocraneal se ve influenciada por una marcada asimetría. La anchura máxima se localiza en la base de la tercera circunvolución temporal en el hemisferio izquierdo, mientras que en el derecho, se desplaza hacia arriba, al nivel del límite temporo-parietal, pero en cualquier caso se localiza en el área de unión temporo-parietal (Bruner *et al.*, 2006).

Según Broadfield *et al.*, (2001) Sambungmacan 3 se ensancha posteriormente desde los lóbulos frontales, alcanzándose el área de anchura máxima aproximadamente, a medio camino a través de los lóbulos parietales.

Brno III, Cro Magnon 3, Skhul I y otros *Homo sapiens* primitivos muestran la anchura máxima claramente en mitad de los parietales según nuestra observación.

Se aprecia por tanto que en los grupos del Pleistoceno final, se ha producido un desplazamiento de la anchura máxima desde la región media de los temporales hasta la región media de los parietales a lo largo del tiempo y evolutivamente a través de las especies.

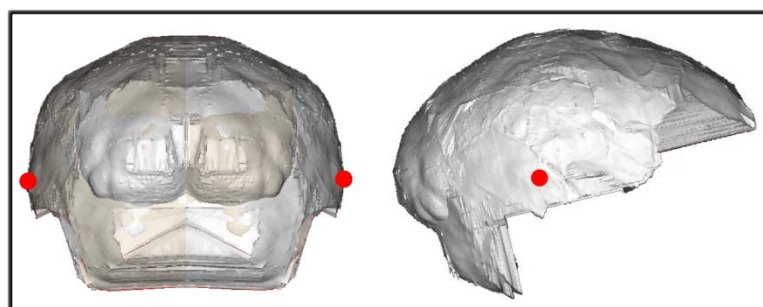
No se ve en cambio en *Homo erectus*, ya que el conjunto más moderno del Pleistoceno final (Ngandong) muestra la misma disposición que el conjunto del Pleistoceno medio (Zhoukoudian). Podría ser debido al estancamiento del volumen encefálico en los *Homo erectus* más modernos, que queda muy por debajo de otros grupos humanos fósiles contemporáneos como *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens* primitivos.

4.1.2.5. Conclusiones

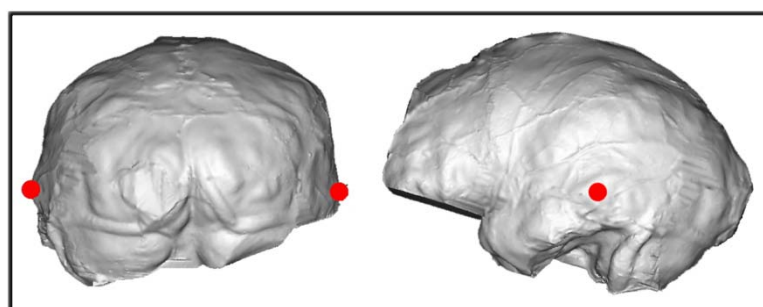
La anchura máxima en los endocráneos de La Sima de los Huesos se localiza al nivel de los lóbulos temporales, alrededor de la región medio-posterior de la segunda circunvolución temporal de la misma forma que otros grupos del Pleistoceno medio europeo y Pleistoceno medio y Superior asiático.

Se observa un desplazamiento de este rasgo hacia los límites de la región temporo-parietal en Neandertales, y claramente en mitad de los parietales en *Homo sapiens* primitivos, grupos con un elevado volumen endocraneal respecto de los otros grupos fósiles humanos.

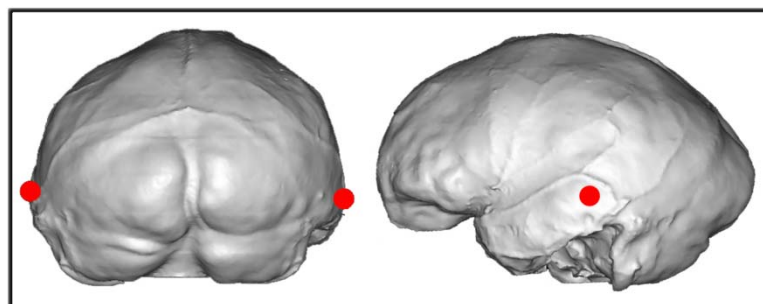
Por tanto, los endocráneos de La Sima de los Huesos estarían mostrando este rasgo en un grado primitivo.



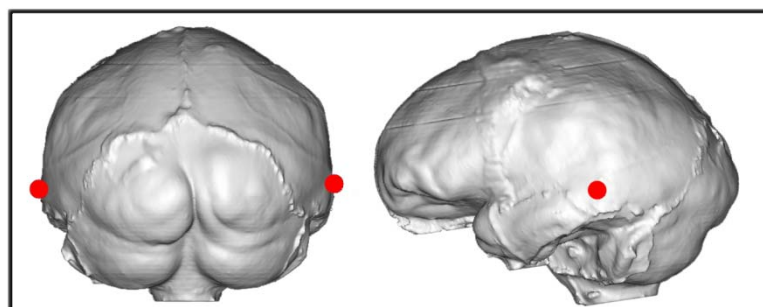
SH 2



SH 3

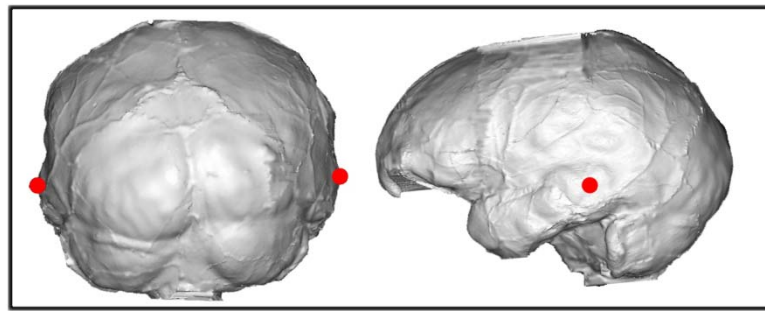


SH 4

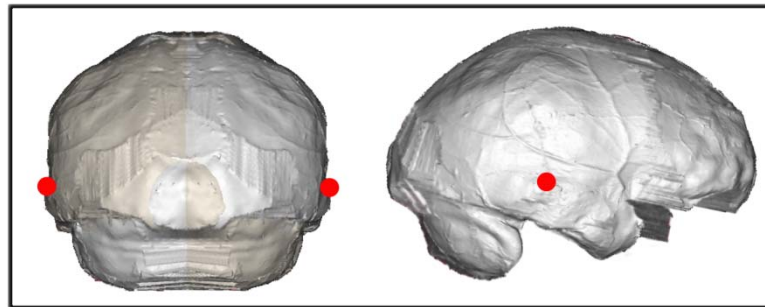


SH 5

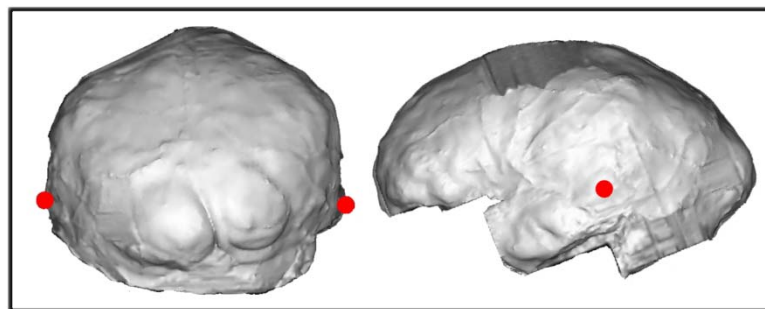
Figura 4.7. Localización de la anchura máxima en vista lateral y posterior en los endocráneos de La Sima de los Huesos.



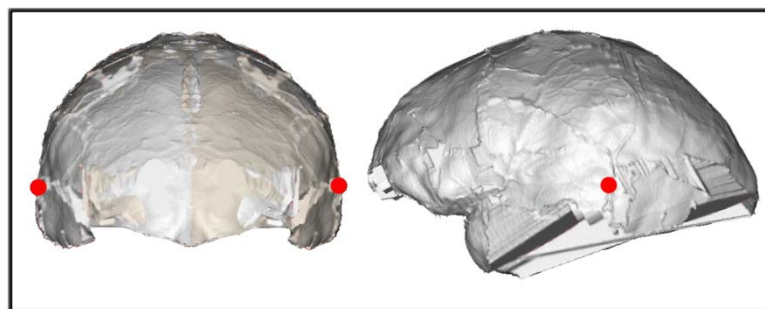
SH 6



SH 7

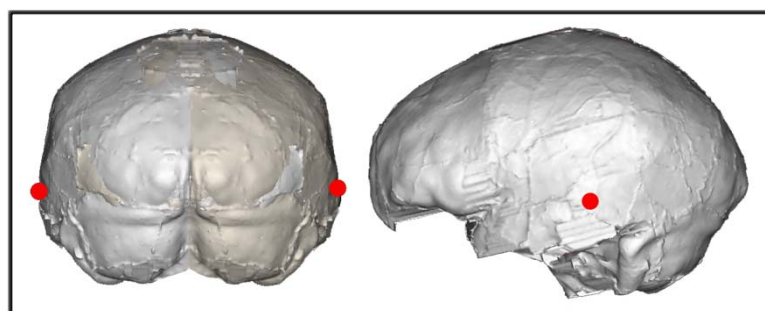


SH 9

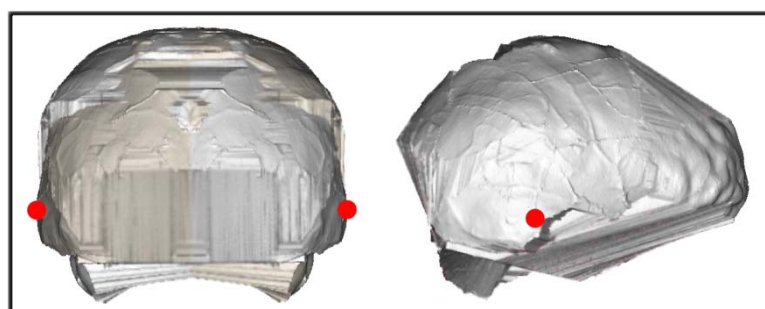


SH 10

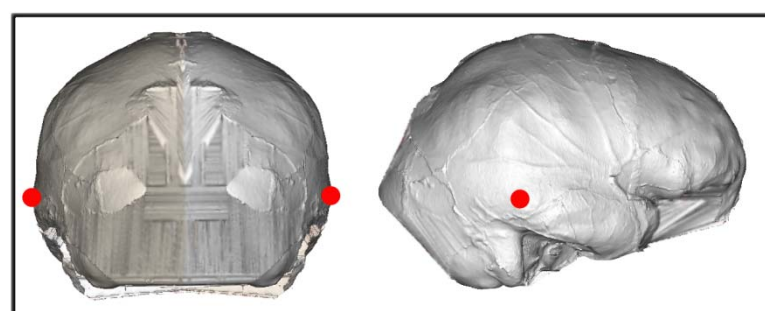
Figura 4.7. (continuación). Localización de la anchura máxima en vista lateral y posterior en los endocráneos de La Sima de los Huesos.



SH 11

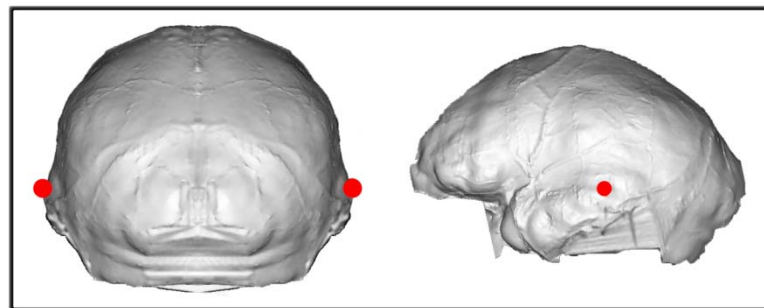


SH 12

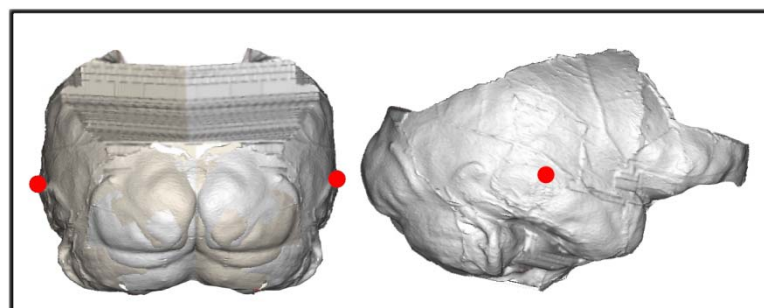


SH 13

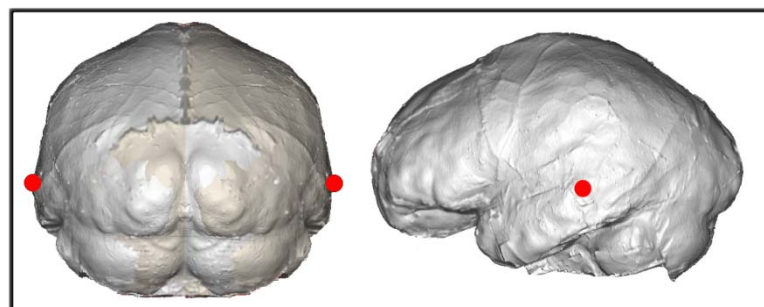
Figura 4.7. (continuación). Localización de la anchura máxima en vista lateral y posterior en los endocráneos de La Sima de los Huesos.



SH 15



SH 16



SH 17

Figura 4.7. (continuación). Localización de la anchura máxima en vista lateral y posterior en los endocráneos de La Sima de los Huesos.

4.2. Cuerpos de Pacchioni

4.2.1. Introducción y antecedentes

Los **cuerpos de Pacchioni** (o granulaciones aracnoideas) fueron descritos por Pacchioni en 1705 (Turner, 1961), y son pequeñas y numerosas granulaciones blanquecinas que se recogen normalmente en corpúsculos de tamaño variable, y pueden encontrarse en (Gray, 1995):

1. la superficie externa de la duramadre, en el entorno del seno longitudinal superior, y son recogidas en pequeñas depresiones de la superficie interna de la calota,
2. la superficie interna de la duramadre
3. el seno longitudinal superior
4. la piamadre, cerca del límite de los hemisferios.



Figura 4.8. Imagen de un cerebro real donde se pueden observar los cuerpos de Pacchioni en fresco.

Estos corpúsculos no se encuentran en la infancia, y normalmente solo se hallan a partir de los siete años de vida. En general, incrementan en número según se avanza en edad, pero de manera ocasional están ausentes (Gray, 1995).

Según Leach *et al.*, (1996), las granulaciones aracnoideas jugarían un papel principal en la reabsorción de líquido cefalorraquídeo, y también podría actuar como un tampón del volumen de este líquido, ayudando al transporte de algunas moléculas. Gray (1995) supone que son el medio por el cual el cerebro se libera del exceso de líquido cefalorraquídeo, cuando su cantidad se incrementa más de lo normal. La mayoría de los estudios que analizan estas granulaciones, se detienen en las relacionadas con el seno sagital superior (Leach *et al.*, 2008). Escasos trabajos se centran en las halladas en los senos transversos aunque en algunos estudios de tomografía y resonancia magnética, se observan granulaciones relacionados con casi todos los senos duros (Leach *et al.*, 1996).

En un alto porcentaje se han determinado redondas u ovaladas y con contornos muy bien definidos (Haroun *et al.*, 2007).

En los endocráneos aquí estudiados, son visibles en la región superior, cerca del seno sagital y la sutura coronal.

4.2.2. Métodos

Se ha observado la región superior de los endocráneos, siguiendo el recorrido del seno sagital superior. Se han reconocido y diferenciado las granulaciones aracnoideas de otras posibles estructuras, como artefactos o circunvoluciones, por la definición de sus contornos. Se ha medido el diámetro más largo de la estructura, utilizando la herramienta medición en el software de reconstrucción y visualización 3D en los endocráneos virtuales, y utilizando un calibre manual en los endocráneos físicos.

4.2.3. Material

4.2.3.1. La Sima de los Huesos.

De toda la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos, conservan la parte superior con cuerpos de Pacchioni los siguientes individuos:

Endocráneos 3, 4, 5, 9, 10, 12, 13, 14, 15, y 17. Pero el individuo 13 muestra un abultamiento dudoso que bien podría ser parte de una circunvolución, por lo tanto no será considerado como una granulación aracnoidea.

4.2.3.2. Material comparativo

Homo erectus: Trinil, Sangiran 2, Sangiran, Zkd III, Zkd XII, Ngandong 3, Ngandong 1, Ngandong 6, Ngandong 10 y Ngandong 11.

Homo heidelbergensis: Swanscombe y Aragón

Homo neanderthalensis: Ehringsdorf, La Ferrassie 1, La Chapelle-aux-Saints, Teshik Tash y Neandertal.

Homo sapiens primitivos: Cro Magnon 3, Brno III, Combe Capelle, Dolni Vestonice 1 y 2, Predmost III, IV, IX, Singa.

4.2.4. Resultados y Discusión

- ♦ **Endocráneo 3**, presenta un elevado número de granulaciones. Un número total de 4 (2 en cada hemisferio). En el lado izquierdo, las granulaciones tienen 7,44 mm y 7,56 mm de longitud. En el lado derecho, las granulaciones tienen 8,50 mm y 12,54 mm de longitud.

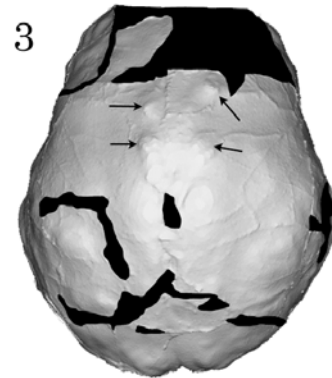


Figura 4.9.

- ♦ **Endocráneo 4**, muestra granulaciones en el lado derecho de 11,88 mm, 8,60 mm y 7,91 mm de longitud.

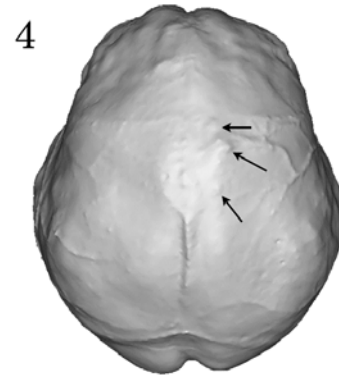


Figura 4.10.

- ♦ **Endocráneo 5**, muestra 4 granulaciones. En el lado derecho de 4,64 mm y 9,20 mm de longitud. Las del lado izquierdo son de 9,81 mm y 10,96 mm.

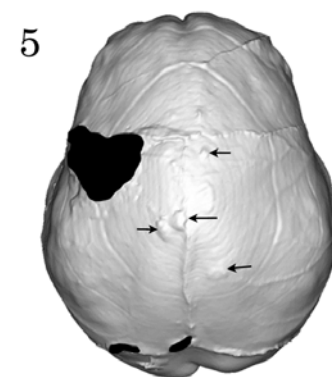


Figura 4.11.

Figuras 4.9, 4.10. y 4.11. Endocráneos 3, 4 y 5. Las flechas indican las granulaciones que se han podido observar en estos individuos.

- ♦ **Endocráneo 9**, muestra 2 granulaciones en el lado derecho de 5,73 mm y 4,98 mm de longitud. En el lado izquierdo, justo detrás del área dañada y cerca del seno longitudinal, hay un pequeño bulto, pero no será considerada como una granulación, por la falta de claridad.

9

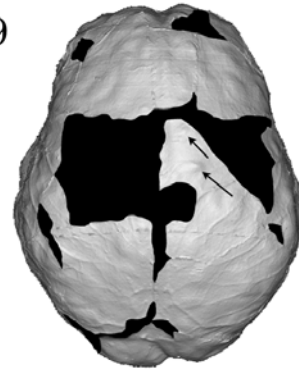


Figura 4.12.

- ♦ **Endocráneo 10**, tiene 3 granulaciones en el lado izquierdo de 7,54 mm, 7,31 mm y 10,92 mm. En el lado derecho tiene 2 de 7,90 mm y 5,26 mm.

10

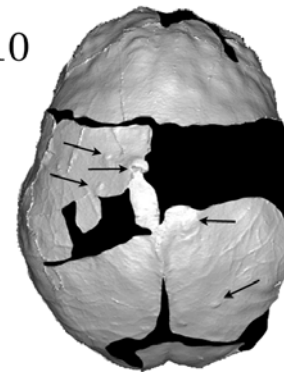


Figura 4.13.

- ♦ **Endocráneo 12**, muestra 3 granulaciones (2 en el hemisferio derecho y 1 en el izquierdo). Las granulaciones derechas tienen 14,20 mm y 7,21 mm de longitud, y la izquierda tiene 13,59 mm de longitud.

12

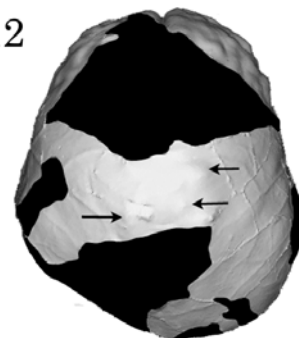


Figura 4.14.

Figuras 4.12., 4.13. y 4.14. Endocráneos 9, 10 y 12. Las flechas indican las granulaciones que se han podido observar en estos individuos.

- ♦ **Endocráneo 14**, tiene 5 granulaciones. Las granulaciones derechas tienen 14,66 mm, 6,61 mm, 3,41 mm y 14,18 mm de longitud. La izquierda tiene 10,76 mm.

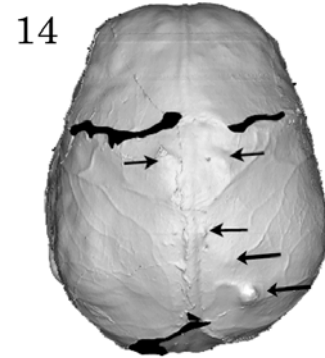


Figura 4.15.

- ♦ **Endocráneo 15**, presenta varias granulaciones en el lado izquierdo. Una grande de 11,34 mm de longitud, y 4 más pequeñas de 8,70 mm, 7,07 mm, 6,53 mm y 3,20 mm.

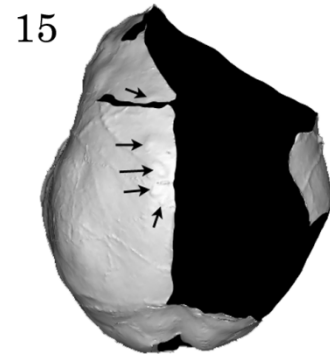


Figura 4.16.

- ♦ **Endocráneo 17**, presenta dos granulaciones. Una en el lado izquierdo de 5,76 mm y otra en el lado derecho de 10,79 mm.

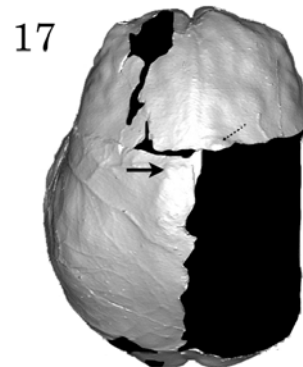


Figura 4.17.

Figuras 4.15, 4.16., y 4.17. Endocráneos 14, 15 y 17. Las flechas indican las granulaciones que se han podido observar en estos individuos.

En cuanto al material comparativo que se ha analizado, encontramos granulaciones aracnoideas en la mayoría de los endocráneos. En tamaño y número variable (ver figura A.4.5. en Anexos Capítulo 4.)

Homo erectus: Los valores obtenidos para la longitud máxima de las granulaciones en este grupo están en el rango de 7-16

Homo heidelbergensis: Los valores obtenidos para la longitud máxima de las granulaciones en este grupo están en el rango de 9-14

Homo neanderthalensis: Los valores obtenidos para la longitud máxima de las granulaciones en este grupo están en el rango de 4-16

Homo sapiens primitivos: Los valores obtenidos para la longitud máxima de las granulaciones en este grupo están en el rango de 6-19 (los valores más altos se dan en el ejemplar Predmost III).

En la bibliografía encontramos también algunos trabajos con datos de humanos actuales que nos resultan muy útiles:

Haroun *et al.*, (2007) encontraron 126 granulaciones en 71 de 110 pacientes, con un diámetro medio de $6,45 \pm 3,55$ mm y Arjona *et al.*, (2003) que trabajaron sobre un caso clínico de un paciente con dos granulaciones de 8 y 9 mm.

Los tamaños obtenidos para el conjunto de *Homo erectus*, ejemplares de *Homo heidelbergensis*, y Neandertales son comparables a los obtenidos para los ejemplares de La Sima de los Huesos.

A pesar de que Neandertales y *Homo sapiens* primitivos tienen tamaños encefálicos superiores, los tamaños de las granulaciones se consideran relativamente reducidos (aunque estén en rangos similares a los otros grupos), ya que en endocráneos de volúmenes tan elevado como estos grupos, sería esperable que las granulaciones tuvieran tamaños muy superiores a los demás grupos. Si lo relacionamos con una de las funciones que se les asocia, la de tampón regulador del exceso de líquido cefalorraquídeo, se razonaría que en estos grupos de mayor peso cerebral, no se da un incremento equivalente de líquido cefalorraquídeo acompañando al incremento de volumen encefálico. Es decir, se produciría líquido cefalorraquídeo en menor exceso que en los otros grupos humanos o en cantidades similares a pesar de la diferencia de volumen endocraneal.

La excepción la encontramos en el individuo Predmost III quien sí haya podido producir un exceso de líquido cefalorraquídeo (que podría ser debido a alguna patología a nivel fisiológico, mostrando así granulaciones de tamaños más elevados que el resto, o simplemente es el individuo que muestra valores extremos superiores para su grupo de la misma forma que otros individuos los han mostrado dentro de los otros conjuntos).

Dado que otra de las funciones del líquido cefalorraquídeo es la de amortiguar y proteger al encéfalo de traumatismos, y proporcionar estabilidad mecánica y de sostén al encéfalo, hemos de considerar que estos dos últimos grupos hayan desarrollado otros mecanismos, ya sea tanto a nivel interno (fisiológico) como a nivel externo (mecánico), de protección o disminución de traumas que afecten a la integridad del encéfalo. Estos mecanismos podrían estar relacionados directamente con el estilo de vida.

En este sentido, vamos a destacar que ambos grupos (Neandertales y primeros *Homo sapiens*) estarían dentro de lo que Weaver (2001) describe como estado de expansión neocortical,

Según Weaver (2001) en este período, se van a producir una serie de cambios en el cerebro que se relacionan con:

La expansión de la red neural, pruebas claras de comportamiento jerárquico, la eficiencia de la red computacional neocortical alcanza el punto crítico a medida que más y más objetos complejos y conjuntos de objetos son incorporados al entorno cultural, objetos recurrentes orientados a un comportamiento, mayor complejidad de objetos organizados jerárquicamente, las personas que tienen mayor capacidad neuro-computacional tienen ventaja selectiva, el desarrollo del cerebelo apoya rutinas motoras complejas, mejora la computación neural, la organización jerárquica compleja de algoritmos, la manipulación de conceptos y facilita una mayor precisión manual.

- Como ejemplo exponemos la creación y manejo de las herramientas líticas utilizadas para la caza.

Durante esta etapa de la evolución humana, ambos grupos han fabricado herramientas más complejas (industria Musteriense, Chatelperroniense, Auriñaciense...etc.) que han facilitado y mejorado esta tarea.

Junto con una mayor organización social y jerárquica dentro del grupo, habría ayudado a minimizar los riesgos físicos a los que se enfrenta un ser humano en la tarea de caza (movimientos bruscos, golpes...), en la que su cabeza (y por tanto su cerebro) se ve muy expuesta a los daños físicos.

Con este ejemplo podemos relacionar la disminución del exceso de líquido cefalorraquídeo que protege al cerebro, con el aumento en la complejidad, tecnicidad, utilidad y practicidad de las nuevas herramientas líticas y su uso en la tarea. Es decir, mejorando los útiles y desarrollando una estrategia de caza, minimizamos los riesgos y daños físicos, confiriendo una mayor protección indirecta al cerebro, y por eso estos individuos no necesitarían producir líquido cefalorraquídeo en exceso.

Si observamos los datos que tenemos para las granulaciones medidas en humanos actuales (Arjona *et al.*, 2003; Haroun *et al.*, 2007; Leach *et al.*, 2008), cuyos valores máximos no superarían los 10mm, estaríamos confirmando que ha habido una gran reducción en su tamaño.

4.2.5. Conclusiones

Los grupos humanos del Pleistoceno inicial y medio donde se incluyen los humanos de La Sima de los Huesos, habrían tenido un modo de vida que implique la necesidad de producir un exceso de líquido cefalorraquídeo para proteger al encéfalo. Movimientos más bruscos o mecanismos más rudimentarios en el ejercicio de algunas actividades diarias, podrían haber provocado una necesidad de alta protección del encéfalo que se ve disminuida en los grupos humanos más modernos, donde la complejidad tecnológica entre otras mejoras lo habría favorecido de manera indirecta.

4.3. Lóbulo frontal

4.3.1. Aspectos generales

La evolución del lóbulo frontal, ha sido objeto de estudio de muchos trabajos, ya que históricamente se ha considerado un tema crítico y de gran interés debido a la asociación entre las áreas del lóbulo frontal con tareas cognitivas superiores (Stuss & Knight, 2002).

Existe la idea generalizada de que el córtex frontal es extremadamente grande en humanos respecto del resto de primates, a partir de las diferencias que vemos en la frente de estos grupos (Holloway *et al.*, 2004). Ciertas capacidades cognitivas destacadas en los humanos, se atribuyen comúnmente a este aumento desproporcionado del lóbulo frontal humano durante la evolución (Semendeferi *et al.*, 2002).

Algunos estudios han descartado esta idea, concluyendo que aunque el volumen absoluto del cerebro y los lóbulos frontales es mayor en humanos, el tamaño relativo del lóbulo frontal es similar a lo largo del grupo de los hominoideos, y en términos de volumen cortical, los humanos no tienen un lóbulo frontal mayor de lo esperado para el cerebro de un primate con el mismo tamaño que un humano (Holloway, 1968; Semendeferi *et al.*, 1997; Semendeferi & Damasio, 2000; Bush & Allman, 2004; Bruner & Holloway, 2010).

Lo que sí se puede afirmar es que la región prefrontal de estos lóbulos, se ha desarrollado más que otras regiones corticales del cerebro en los humanos comparado con otras especies de primates, y esta magnitud superior relativa del córtex prefrontal humano, indicaría que es sustrato para las funciones cognitivas de mayor orden, y que como resultado de diferenciación filogenética ha llegado a ser una parte distintiva del patrimonio evolutivo de nuestra especie (Fuster, 2008).

4.3.2. Introducción y antecedentes

4.3.2.1. Región prefrontal

Como acabamos de ver, es interesante destacar la región prefrontal dentro del análisis del lóbulo frontal. En el cerebro humano, esta región es más grande relativamente al resto del cerebro (figura 4.18.), comparado con otros primates, y además sus capas celulares cuentan con más espacio disponible para las conexiones con otras áreas de asociación de funciones superiores. Esto sugiere que el sustrato neural que apoya las funciones cognitivas asociadas con esta parte del córtex, ha aumentado y ha llegado a especializarse durante la evolución de los homínidos (Semendeferi *et al.*, 2001).

Es una de las áreas corticales del frontal implicadas en funciones cognitivas superiores, como la toma de decisiones, el planteamiento de acciones futuras o la adaptación del comportamiento en respuesta a sucesos inesperados entre otras funciones (Flores & Ostroksy-Solís, 2008).

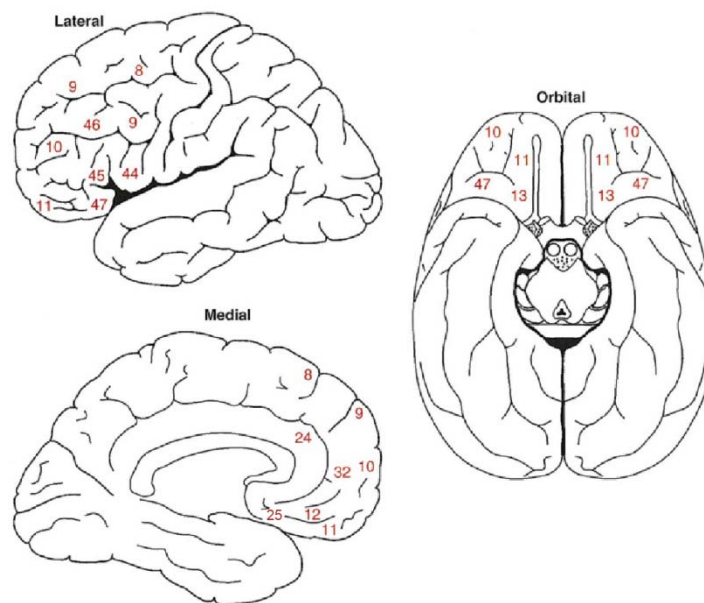


Figura 4.18. Áreas de Brodmann que forman parte de la región prefrontal. Modificado de Fuster (2008).

4.3.2.1.1. Partes de la región prefrontal

Esta región suele dividirse en varias partes (Kringelbach, 2005; Flores & Ostroksy-Solís, 2008).

- córtex prefrontal anterior (área de Brodmann 10),
- córtex prefrontal lateral
 - córtex prefrontal dorsolateral (áreas de Brodmann 8, 9, 46),
 - córtex prefrontal ventrolateral (áreas de Brodmann 44, 45 y 47),
- córtex prefrontal medial
 - córtex prefrontal frontomedial (áreas de Brodmann 8, 9, 10, 24, 32),
 - córtex prefrontal ventromedial (áreas de Brodmann 11, 12, 25),
- córtex prefrontal orbital u orbitofrontal (áreas de Brodmann 10, 11, 13, 47),

Bookstein *et al.*, (1999) concluyeron que los perfiles craneales interno y externo de esta región en una serie compuesta por homínidos desde el Pleistoceno medio hasta la actualidad, son prácticamente indistinguibles, y que la morfología de la bóveda medio-sagital permanecería conservativa en el género *Homo* desde el Pleistoceno medio.

Esto se correspondería con el córtex prefrontal anterior y lateral. El córtex prefrontal medial no es posible estudiarlo sobre los endocráneos, ya que no forma parte de la superficie externa del cerebro, pero sí lo es el córtex prefrontal orbital. Por esta razón, vamos a comparar la superficie orbital de los endocráneos de un conjunto de homínidos del registro fósil, para ver los cambios que se han producido a lo largo de la evolución humana.

4.3.2.2. Pico encefálico o pico frontal (vista anterior)

Formando parte del lóbulo frontal y en relación con el córtex prefrontal anterior, el área de Brodmann 10 y con su adyacente área 11, consideramos el desarrollo del pico/rostro encefálico, y relacionado también con ello la proyección y desarrollo de la región prefrontal. Éste carácter, al igual que vimos en el punto anterior, presenta diferencias interesantes entre los distintos grupos humanos.

El pico encefálico (figura 4.19.), es la proyección de la base del lóbulo frontal (del molde endocraneal cerebral) hacia la lámina cribiforme en el hueso etmoides. Es la prolongación de la región anterior de las circunvoluciones frontales hacia la región ventral.

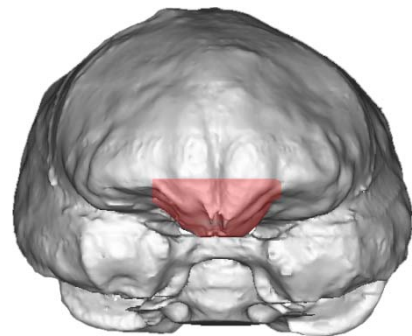


Figura 4.19. Localización del pico encefálico en vista anterior.

Grimaud-Hervé, 1997 realizó un extenso estudio sobre un elevado número de moldes endocraneales del registro fósil humano. En él, establece una clasificación del desarrollo del **pico encefálico**. De acuerdo con esta autora, la proyección de la superficie externa de este pico, junto con la curvatura de la superficie orbital, establece tres estadios diferentes a lo largo de la evolución del cerebro humano. Sus estudios dieron como resultado la definición de un proceso evolutivo en la forma del pico (figura 4.20.), considerando su extensión lateral (al nivel de la primera circunvolución frontal) y la prolongación ventral, y asocia los distintos grupos humanos a los diversos estadios.



Figura 4.20. Estadios de desarrollo del pico encefálico a lo largo de la evolución humana. Grimaud-Hervé, (1997).

Así, Grimaud-Hervé establece que:

- Los *Homo erectus* de Sangirán y Zhoukoudian, presentan un pico encefálico muy marcado, con una forma larga y estrecha y una invaginación de la región interorbitaria de desarrollo importante en estos homínidos. Esta morfología representa el Estadío 1.
Estudios posteriores de Wu *et al.*, (2009), incluyen también en este estadío a los ejemplares Hexian y Trinil 2.
- La invaginación se vuelve más corta y más ancha en los lóbulos frontales del grupo de Ngandong y grupos humanos del Pleistoceno medio de Europa, dando lugar al denominado Estadío 2. Podemos incluir aquí algunos neandertales también.
- La regresión del pico encefálico frontal se intensifica en los encéfalos más recientes, con el prolongamiento de la parte anterior de las primeras circunvoluciones frontales. El pico frontal es casi plano. Como consecuencia, tendremos el Estadío 3, que representa a su vez el más evolucionado. Algunos neandertales y sobre todo los humanos modernos presentan este estado.

4.3.2.3. Localización del lóbulo frontal respecto de la órbita (vista lateral)

Este rasgo ha sido considerado en la descripción de algunos endocráneos del registro fósil, y por eso también se va a tener en cuenta en esta sección.

En los humanos modernos los lóbulos frontales descansan por completo sobre la lámina orbital, posicionándose directamente sobre las orbitas (Seidler *et al.*, 1997). Consideramos por tanto este estado como el más derivado de este rasgo a priori. Observando cómo se disponen en los endocráneos de La Sima de los Huesos y otros fósiles podremos comprobar cuál es el proceso evolutivo de esta característica.

4.3.3. Métodos

4.3.3.1. Región prefrontal

Para analizar el desarrollo de la región prefrontal en los endocráneos, se ha aislado toda la parte anterior que forma parte del lóbulo frontal, y se ha observado el ángulo que forma el polo prefrontal.

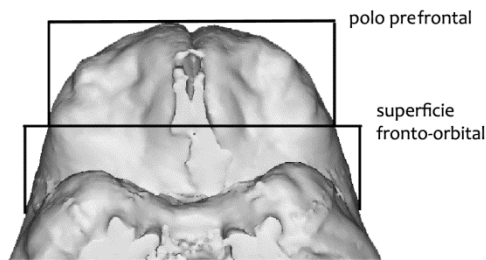


Figura 4.21. Vista inferior de un endocráneo donde se diferencia el polo pre-frontal (parte más anterior de los lóbulos frontales) y la superficie fronto-orbital.

Se han comparado todos los endocráneos y se han establecido tres categorías o estadios morfológicos para su clasificación:

triangular, con un ángulo agudo (menor de 90°) en el polo prefrontal,

pentagonal, con un ángulo prefrontal obtuso (mayor de 90°),

trapezoidal, el ángulo es llano (180°) y la región prefrontal se asemeja a una superficie plana.

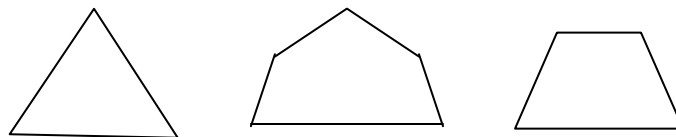


Figura 4.22. Estadios morfológicos de la región pre-frontal

4.3.3.2. Pico encefálico o pico frontal (vista anterior)

Para extraer el patrón de ensanchamiento del pico encefálico de cada endocráneo, se dibuja el trazo correspondiente a la superficie orbital del lóbulo frontal y la cara externa del pico encefálico (figura 4.23.).

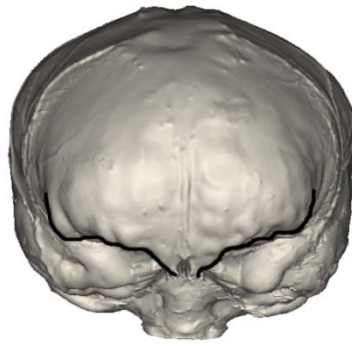


Figura 4.23. Trazo de la región que comprende la superficie orbital del lóbulo frontal y la cara externa del pico encefálico

4.3.3.3. Localización del lóbulo frontal respecto de la órbita (vista lateral)

Para observar cómo se dispone el lóbulo frontal sobre el techo de la órbita en los endocráneos, hemos realizado cortes parasagitales en los conjuntos cráneo-endocráneo virtuales a la altura de la región media de la órbita.

Endocráneo SEP 490

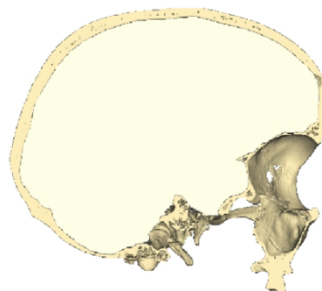


Figura 4.24. Corte parasagital a la altura de la región media de la órbita en un conjunto cráneo-endocráneo de un humano moderno.

4.3.4. Material

4.3.4.1. Región prefrontal

4.3.4.1.1. La Sima de los Huesos.

Los endocráneos de La Sima de los Huesos que conservan el lóbulo frontal y la proyección del polo prefrontal son los siguientes:

Endocráneos 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 16 y 17.

4.3.4.1.2. Material comparativo

***Homo* primitivos:** KNM-ER 732, KNM-ER 23000, OH 5, KNM-WT 17000, KNM-WT 17400. STS 60, KNM-ER 1470, KNM-ER 3883, STW 505,

Homo erectus: Sangiran 2 y 17, Zhoukoudian III y XII, Ngandong 10, 11 y 12, Sambungmacan 3

Homo heidelbergensis/rhodesiensis: Petralona, Bodo y Kabwe

Homo neanderthalensis: Arago, Feldhofer Grotto, La Quina 5, Le Moustier, Amud, Neandertal, Krapina 6, La Chapelle-Aux-Saints, La Ferrassie 1 y Monte Circeo

***Homo sapiens* primitivo:** Brno, Combe Capelle, Cro-Magnon 3, Predmost 3, 4, 9, 10, Jebel Irhoud 1 y 2 y Spy 2.

4.3.4.2. Pico encefálico o pico frontal (vista anterior)

4.3.4.2.1. La Sima de los Huesos.

Contamos con la estructura completa en los individuos 4, 5, 11, 14 y 17 y se ha reconstruido por imagen especular de la parte conservada en los individuos 13 y 16.

4.3.4.2.2. Material comparativo

Se han utilizado las figuras y observaciones realizadas por Grimaud-Hervé (1997) por lo que los datos que aquí utilizamos tienen procedencia bibliográfica.

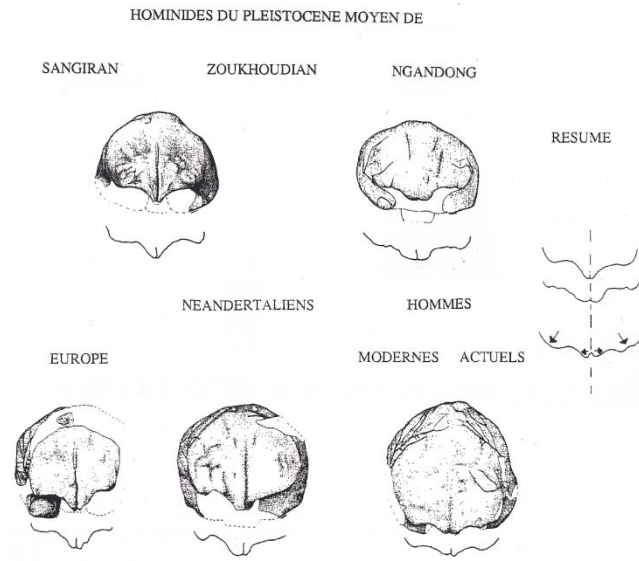


Figura 4.25. Síntesis de la morfología del pico encefálico en distintos grupos humanos del registro fósil y actual. Extraído de Grimaud-Hervé, (1997).

4.3.4.3. Localización del lóbulo frontal respecto de la órbita (vista lateral)

4.3.4.3.1. La Sima de los Huesos.

Debido a que el techo orbital en muchos cráneos de La Sima de los Huesos no está conservado, solamente se ha podido aplicar el protocolo para la localización del lóbulo frontal en los siguientes endocráneos:

Endocráneos 4, 5, 6, 7, 11, 13, 14, 15, 16 y 17.

4.3.4.3.2. Material comparativo

KNM-WT 15000, KNM-ER 3733, OH 9, Petralona, Bodo, Broken Hill, SEP 508, 463, 490.

4.3.5. Resultados y Discusión

4.3.5.1. Región prefrontal

La región prefrontal orbital de los endocráneos de La Sima de los Huesos, exhibe una ligera proyección del polo prefrontal. Algunas excepciones son los individuos 9 y 6 que muestran un polo prefrontal menos proyectado (redondeado) y 14 es completamente plano (cuadrado).

El polo prefrontal en el conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos, es más estrecho que los observados en Neandertales, donde ya el área prefrontal se ha ensanchado excepto en algunos ejemplares como La Quina 5. Dado que este ejemplar del conjunto de Neandertales es de los que tiene un volumen encefálico muy reducido (1172 cc), podríamos considerar una relación del desarrollo de este rasgo (ensanchamiento de la región prefrontal) con el volumen encefálico, tal como advierten Bruner y Manzi (2005).

Lo mismo que vemos en los endocráneos de La Sima de los Huesos se observa en Petralona, cuyos polos frontales aparecen constreñidos transversalmente en el endocráneo, en comparación con el hombre moderno (Le Floch-Prigent, 1989).

En cuanto a la superficie *fronto-orbital*, en los ejemplares de La Sima de los Huesos resulta ser más amplia que en los *Homo erectus* de Sangiran y Zhoukoudian, y los ejemplares africanos de *Homo* primitivos. Es similar también al conjunto Asiático de endocráneos de Ngandong pero más estrecho que en los humanos modernos.

Lo contrario sucede en algunos ejemplares como Saccopastore 1 que muestra un desarrollo lateral de los lóbulos frontales (Bruner & Manzi. 2008) y donde la relación entre el frontal y las anchuras máximas es extremadamente grande, implicando un ensanchamiento del frontal que se ve expresado generalmente en Neandertales y humanos modernos (Bruner *et al.*, 2006). Incluso ejemplares del Pleistoceno medio como Bodo y Kabwe muestran esta condición derivada, una avanzada morfología del lóbulo frontal (Holloway *et al.*, 2004; Bruner & Manzi. 2005) aunque Kabwe mostraría un prefrontal ligeramente proyectado.

Resumiendo las observaciones realizadas sobre el desarrollo del lóbulo frontal y su región prefrontal:

- Los lóbulos frontales son estrechos y su región prefrontal constreñida en homínidos primitivos: KNM-ER 732 (similar a otros robustos), KNM-ER 23000, OH 5 (muestra unos pre-frontales muy apuntados), KNM-WT 17000, KNM-WT 17400.

Según Bruner & Manzi (2005), Ceprano muestra un frontal estrecho también, que lo aproximaría al patrón descrito en taxones no encefalizados.

Algunos individuos de la muestra Asiática de Zhoukoudian tienen una región frontal comprimida bilateralmente cuando se compara con humanos modernos. Presentan también un abultamiento en el centro del lóbulo frontal (Wu *et al.*, 2009, 2010).

- Los lóbulos frontales son extensos y su región prefrontal más amplia que constreñida en: STS 60, KNM-ER 1470 (morfológicamente, el lóbulo frontal tiene una apariencia moderna), KNM-ER 3883, Sambungmacan 3 (lóbulos frontales son más redondeados que en otros moldes Indonesios), Sangiran 2 (lóbulo frontal con aspecto muy moderno), Amud y Neandertal (similar a humanos modernos), Krapina 6 (la porción pre-frontal muestra la típica curvatura y verticalidad moderna), La Chapelle-Aux-Saints, La Ferrassie 1 y Monte Circeo (lóbulos pre-frontales anchos, redondeados y voluminosos), Jebel Irhoud 1 y Jebel Irhoud 2 (aspecto completamente moderno), Spy 2.

Dentro de los Neandertales, Bruner *et al.*, (2006) remarcen una excepción, Krapina 3 que muestra un estrechamiento marcado de los lóbulos frontales comparado con la anchura endocraneal máxima. También destacamos una excepción entre homínidos primitivos, STW 505, ya que muestra un frontal bastante cuadrado donde los lóbulos prefrontales no están tan apuntados como otros primitivos, pero no están tan redondeados como el aspecto de la morfología moderna.

Tras la observación de la región prefrontal de un gran número de endocráneos de todo el registro fósil, se confirma que esta región del lóbulo frontal se ha ido ensanchando a lo largo de la evolución humana, modificando su morfología y extensión.

Triangular, es la forma más común en los ejemplares más primitivos y en los *Homo erectus*, con un ángulo agudo (menor de 90°) en el polo prefrontal; **pentagonal**, con un ángulo prefrontal obtuso (mayor de 90°), más abierto es el que encontramos en la población de La Sima de los Huesos y algunos Neandertales (generalmente los de pequeño tamaño); y finalmente **trapezoidal**, el ángulo es llano (180°) y la región prefrontal se asemeja a una superficie plana. Ésta última morfología es la común en algunos Neandertales (tamaño mayor) y humanos anatómicamente modernos.

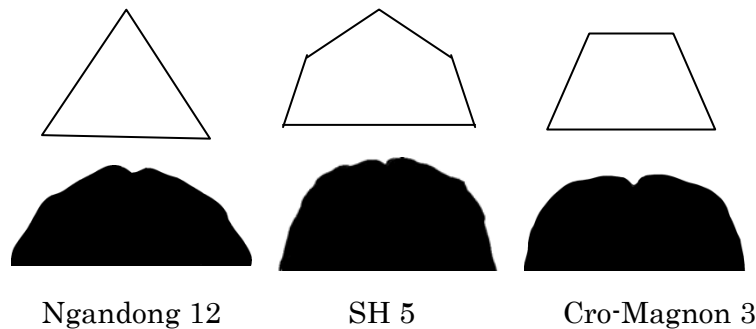


Figura 4.25. Estadíos morfológicos de la región pre-frontal observados en los endocráneos a lo largo del proceso evolutivo. De izquierda a derecha, de más primitivo a más moderno (triangular, pentagonal, trapezoidal).

Como hemos comprobado, los lóbulos frontales muestran una morfología diferente de acuerdo al grupo de homínidos considerado.

Bruner y Holloway (2010) confirman unos lóbulos frontales relativamente más anchos en cerebros grandes (humanos modernos y Neandertales) que en cerebros pequeños (*Homo ergaster/erectus*). Ya previamente Bruner y Manzi (2005), consideraban que los taxones con bajo volumen craneal, mostraban áreas prefrontales más estrechas cuando se les compara con la anchura máxima endocraneal, mientras que endocráneos de grupos más encefalizados (Neandertales y humanos modernos) tendrían una apariencia más “cuadrada” en vista superior/inferior.

4.3.5.2. Pico encefálico o pico frontal (vista anterior)

Los únicos individuos de SH que presentan un pico encefálico más completo, muestran la siguiente morfología:

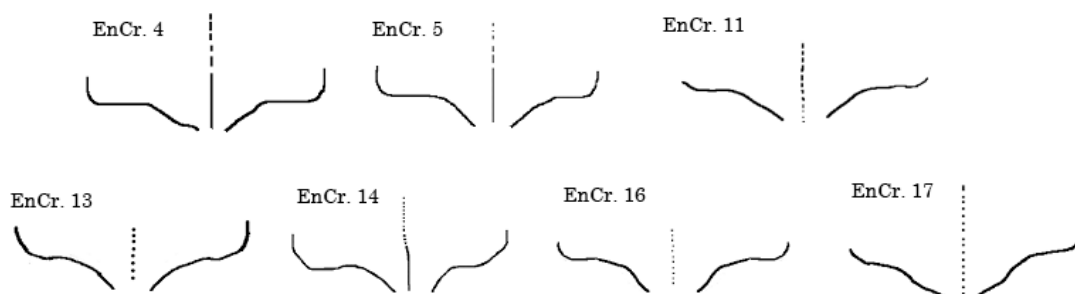


Figura 4.26. Morfología del pico encefálico en algunos endocráneos de La Sima de los Huesos.

Comparando con los modelos establecidos por Grimaud-Hervé, podemos situar esta morfología entre las tipologías 1 y 2, ya que empezamos a apreciar un ligero ensanchamiento de la invaginación en la región más cercana a la superficie orbital, aproximándose al estadio o tipología 2.

Esto nos indica que el desarrollo del pico encefálico en nuestra colección de estudio no está tan evolucionado como en los Neandertales pero comienza a dar signos de una evolución en su proceso. En los endocráneos de La Sima de los Huesos, este rasgo comienza a ensancharse respecto de los que vemos en los ejemplares más primitivos y de los *Homo erectus* contemporáneos.

De la misma forma que vimos en el polo prefrontal, la masa neural que forma parte de esta región se extiende ligeramente hacia las regiones laterales del frontal. Esto facilita una mayor conexión entre áreas adyacentes, y quizá pueda relacionarse con un progreso en su estructura social (representado en eventos como el enterramiento de sus allegados o el cuidado de enfermos...) ya que son áreas implicadas en procesos mentales superiores, deseo y razonamiento.

Las implicaciones de estas consideraciones nos llevan a pensar en muchas cualidades y características que forman parte del comportamiento de los Neandertales, y que estarían empezando a desarrollarse en estos grupos anteriores en el linaje evolutivo (Carbonell *et al.*, 2003; Carbonell & Mosquera, 2006; Rightmire 2004).

Las poblaciones asiáticas más primitivas presentan tipología 1 y las más modernas del Pleistoceno final, con un ligero incremento de volumen tienen ya la tipología 2. Las poblaciones europeas del Pleistoceno medio muestran la tipología 1 y las del Pleistoceno final, de nuevo con un incremento de volumen cerebral se sitúan en la tipología 2.

Podemos relacionar por tanto un aumento de volumen cerebral con el desarrollo/expansión de esta región del frontal, confiriéndole de esta forma una tipología más moderna, y que extiende la relación de las áreas que forman parte de la región prefrontal con las adyacentes (incrementando la conexión de sus neuronas), al ascender el pico y expandirse lateralmente.

Dentro del lóbulo frontal, adelantamos una anotación sobre el desarrollo del Área de Broca, que se localiza en la región inferior de la tercera circunvolución frontal. Algunos autores (Grimaud-Hervé, 1997; Bruner, 2004), confirman que su pronunciada expresión estaría relacionada con el desarrollo del rostro encefálico.

Dado que es un rasgo con características asimétricas, y cuya asimetría tiene relevancia a nivel biológico en el estudio y conclusiones de este grupo humano, este rasgo se verá en detalle en el capítulo destinado al estudio de las asimetrías (Capítulo 8 de esta tesis).

4.3.5.3. Localización del lóbulo frontal respecto de la órbita (vista lateral)

Como resultado observamos que en los endocráneos de La Sima de los Huesos, el lóbulo frontal se localiza sobre los 2/3 posteriores del techo de la órbita. No reposan completamente sobre todo el techo orbital como sucede en los humanos modernos.

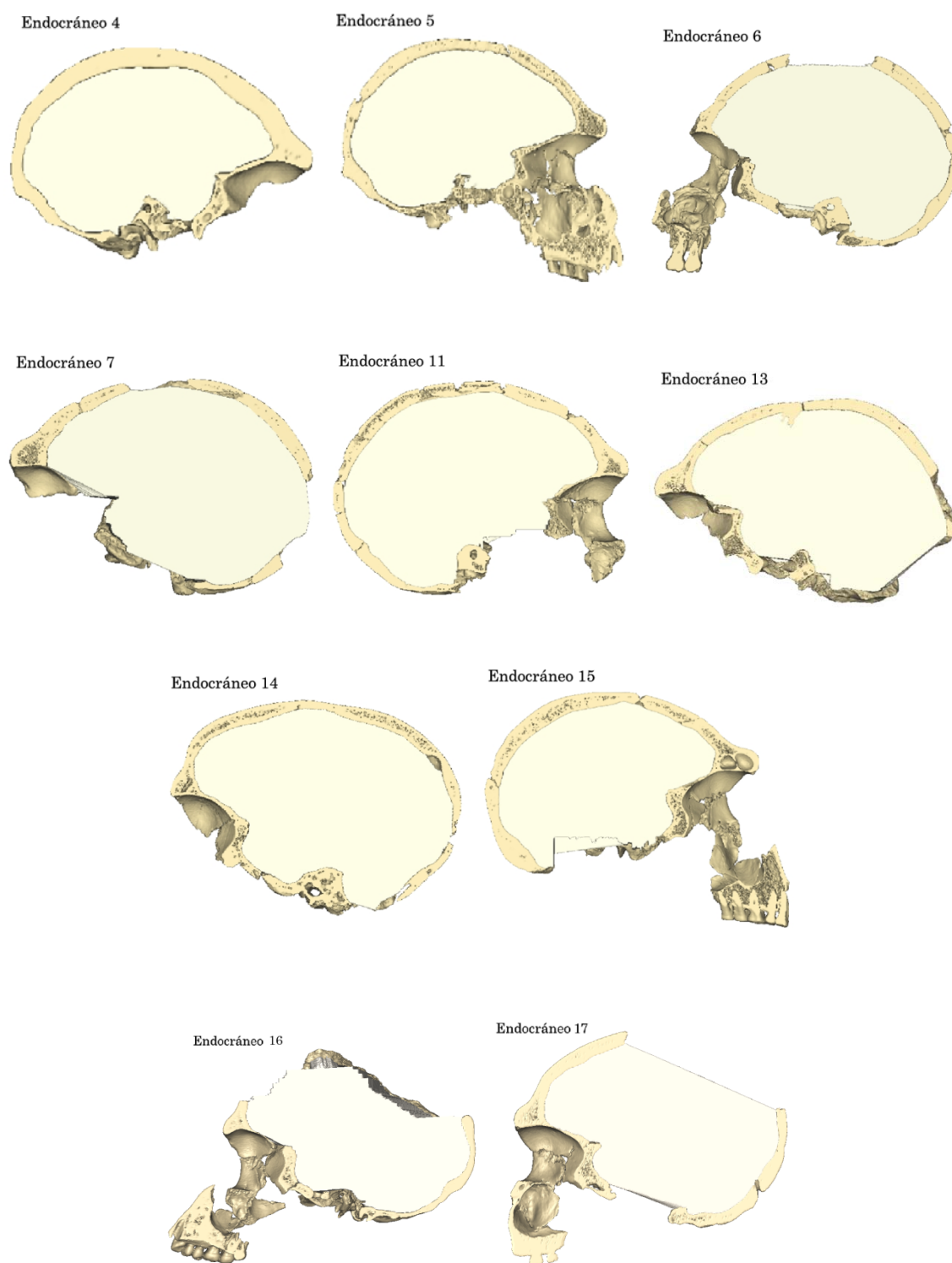


Figura 4.27. Localización del lóbulo frontal sobre el techo de la órbita en los endocráneos de La Sima de los Huesos.

En los individuos más primitivos del registro fósil, observamos que los lóbulos frontales se disponen hacia la mitad posterior del techo orbital. Véanse como ejemplos KNM-ER 3733 y KNM-WT 15000 (ver Figura A.4.6. en Anexos Capítulo 4.).

Seidler *et al.*, (1997) presentan los lóbulos frontales de Petralona y Broken Hill (ver Figura A.4.6. en Anexos Capítulo 4.) como inclinados, y se localizan detrás de las órbitas más que sobre ellas, y están también inclinadas más abruptamente en una dirección rostro-caudal que como aparecen en humanos modernos y probablemente Arago 21.

Para Bruner & Manzi (2005), el desplazamiento posterior de los lóbulos frontales respecto de los humanos modernos observado en Ceprano, es un rasgo que ha sido ya descrito para otros ejemplares masivos del Pleistoceno medio citados previamente (ver Seidler *et al.*, 1997). Esto ocurriría también en Bodo (ver Anexos Capítulo 4.) y, de manera cuestionable (debido a lo incompleto del ejemplar), en OH 9.

Saccopastore 1, según indican Bruner & Manzi, (2008), no tendría los lóbulos frontales situados como otros ejemplares del Pleistoceno medio, es decir, detrás del techo orbital. En este ejemplar, los lóbulos frontales descansan casi por completo sobre el techo de la órbita, de la misma forma que sucede en los humanos modernos (ver Anexos Capítulo 4.), donde los lóbulos frontales también descansan por completo sobre la lámina orbital, posicionándose directamente sobre las orbitas (Seidler *et al.*, 1997). Lamentablemente, no hemos tenido oportunidad de poder analizar este rasgo en otros neandertales, y por tanto no podemos concluir acerca de este rasgo en ellos.

Consideramos que la disposición total del lóbulo frontal sobre el techo orbital en los humanos modernos es consecuencia directa del proceso de globularización que se dio en la especie *Homo sapiens*, que parece algo exclusivo de ellos, (Gunz *et al.*, 2012) y que habría empujado al cerebro hacia delante, siendo por tanto el estado más derivado.

Aunque si bien es cierto, desde los ejemplares más primitivos del Pleistoceno inicial hasta algunos aquí mostrados del Pleistoceno medio, también se observa un ligero desplazamiento del lóbulo frontal, desde la mitad hasta los 2/3 posteriores del techo orbital.

Esto podría venir relacionado con el proceso de expansión que hemos visto tanto en la región prefrontal como en el pico encefálico, o como bien dicen Bruner & Holloway (2010), sea esta relocalización lateral de la masa neural durante el proceso de encefalización el responsable de que no haya cambios en las proporciones volumétricas relativas.

4.3.5.4. Cambios morfológicos en el lóbulo frontal

Como indican Bruner et al., (2011): “Muy temprano en la historia de la paleoneurología, Franz Weidenreich (1936) ya sugirió que no son las regiones frontales, sino las parietales las que experimentan el mayor grado de incremento diferencial”.

Un análisis realizado sobre los perfiles craneales interno y externo de esta región, indica que los perfiles internos del hueso frontal en una serie compuesta por homínidos desde el Pleistoceno medio hasta la actualidad, son estadísticamente indistinguibles, lo que implica que la morfología de la bóveda medio-sagital podría, permanecer conservativa en el género *Homo* desde el Pleistoceno medio (Bookstein et al., 1999). Se reconoce una morfología genérica moderna en especies datadas de casi 2 m.a. sin nuevos cambios destacables en los taxones posteriores (Holloway, 1983, 1995, 1996; Tobias, 1987; Bruner & Holloway, 2010).

Los cambios morfológicos en el plano medio-sagital en las áreas prefrontales han sido muy limitados desde el Pleistoceno medio, y el incremento de volumen absoluto de la masa del cerebro ha ocurrido sin cambios en las proporciones volumétricas relativas de los lóbulos frontales en humanos modernos (Bruner & Holloway, 2010).

A pesar de esto, sí pueden observarse ligeras diferencias morfológicas entre los distintos grupos humanos fósiles. Dentro de esos cambios morfológicos limitados observamos que: en vista lateral, el área frontal en la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos es curvada pero no vertical, similar a lo que muestran los Neandertales, pero muy diferente a lo que se ve en los *Homo erectus* donde el frontal es bajo y plano, con una característica depresión medio-frontal (Broadfield et al., 2001; Wu et al., 2009). Aunque se define curvado, el frontal de los endocráneos de La Sima de los Huesos no llega al estado de la morfología redondeada y ya muy vertical adquirida por los humanos modernos.

4.3.6. Conclusiones

La región pre-frontal en el conjunto de La Sima de los Huesos muestra un estado de desarrollo intermedio entre los homínidos más primitivos junto a los *Homo erectus*, y los más modernos tanto Neandertales como *Homo sapiens*.

El pico encefálico de los endocráneos de La Sima de los Huesos se encuentra también en un estadio intermedio entre los *Homo erectus* (más primitivos y contemporáneos a SH) y los Neandertales y humanos modernos.

El estado evolutivo más avanzado (mayor desarrollo/expansión) que se observa, tanto en el polo pre-frontal como en el pico encefálico en los endocráneos de La Sima de los Huesos con respecto a otros grupos contemporáneos (*Homo erectus* de Zhoukoudian), podría deberse al ligero aumento de volumen cerebral que se observa en el conjunto de La Sima de los Huesos. El incremento de la masa neural que forma parte de esta región y su nueva disposición en el frontal, habría aumentado las conexiones entre áreas adyacentes, implicadas en procesos mentales superiores, lo que podría relacionarse con un progreso en su estructura social (enterramiento de sus congéneres o el cuidado de enfermos).

El desplazamiento del lóbulo frontal sobre el techo de la órbita habría pasado al menos por dos fases en la evolución humana. Desde la mitad del techo de la órbita observada en los homínidos más primitivos, pasando por los 2/3 del techo de la órbita en los endocráneos de La Sima de los Huesos y otros ejemplares del Pleistoceno medio hasta la totalidad del techo de la órbita en los humanos modernos.

En vista lateral, el área frontal en la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos es similar a la de los Neandertales, siendo curvada y un poco más verticalizada que en los *Homo erectus*. Pero esa verticalidad que empieza a apreciarse en el linaje neandertal, no llega al estado de la morfología ya muy vertical adquirida por los humanos modernos.

4.4 Lóbulo parietal

4.4.1. Introducción y antecedentes

Pocos estudios se han hecho sobre la morfología de los lóbulos parietales, a pesar de que su papel en la evolución humana fue evidenciado desde los primeros estudios en paleoneurología (Dart, 1925 en Bruner, 2010a). La descripción de algunas circunvoluciones puede encontrarse en Grimaud-Hervé (1997).

Se ha planteado la idea de que los humanos modernos se caracterizan por la ampliación de las áreas corticales parietales de acuerdo a los resultados obtenidos del análisis del perfil ectocraneal (Bruner *et al.*, 2004) mediante el uso de medidas cerebrales endocraneales (Bruner *et al.*, 2003; Bruner, 2004), y teniendo en cuenta tanto las diferencias de forma como de configuración (Bruner, 2008, 2010b; Gunz *et al.*, 2009b).

Afortunadamente, gracias a algunos estudios realizados en los últimos años, podemos tener una idea general de su variación al menos en las especies humanas más recientes. Bruner (2010) y Bruner *et al.*, (2011) analizaron individuos representativos de tres especies, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens* llegando a la conclusión de que los neandertales muestran en comparación con los *Homo erectus* una ampliación lateral no alométrica del volumen de la región superior del parietal, dirigida hacia abajo, llevando al clásico perfil “*en bomba*” visto desde la parte trasera. Por el contrario, los humanos modernos se escapan de ese patrón alométrico general del género *Homo* ampliando la totalidad de la superficie parietal, desde las áreas inferiores a las superiores, tanto lateral como a lo largo de la dirección medio-sagital y vertical.

4.4.2. Métodos

En este caso, se ha realizado una descripción general y comparación de la morfología de toda la región ocupada por los lóbulos parietales, en base a la observación de un conjunto de endocráneos desde el Pleistoceno medio al Pleistoceno Final.

La observación se realiza siguiendo el perfil desde la bóveda endocraneal hasta la región de encuentro de los lóbulos parietales con los lóbulos temporales.

4.4.3. Material

4.4.3.1. La Sima de los Huesos

La región ocupada por los lóbulos parietales y su morfología ha podido ser observada y analizada en los siguientes endocráneos:

Endocráneos 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15 y 17. En los individuos 2, 10, 11, 12, 13, 15 y 17 fue previamente necesaria la reconstrucción por imagen especular para obtener una morfología completa.

4.4.3.2. Material comparativo

Al igual que hizo Bruner (2010), tres conjuntos de fósiles han sido considerados para establecer el análisis morfológico comparativo.

Homo erectus y fósiles del Pleistoceno medio: colecciones de Ngandong y Zhoukoudian, Aragón, Modjokerto, Reilingen.

Homo neanderthalensis: La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie 1, La Quina 5, Teshik Tash.

Homo sapiens: colección de Predmost, Amud, Cro-Magnon 3, Brno III, Skhul 1, Dolni Vestonice 1, Combe Capelle, Singa.

4.4.4. Resultados y Discusión

Los lóbulos parietales en los endocráneos de La Sima de los Huesos, están deprimidos para-sagitalmente, y muestran una quilla en la región más superior del endocráneo. Desde esta quilla sagital, los lóbulos parietales muestran una pendiente pronunciada lateralmente, hasta que alcanzan la correspondencia interna de la eminencia parietal craneal externa, a partir de donde las paredes se vuelven fuertemente verticales.

Esto da al endocráneo una forma general en tienda (también llamada *tent-like, en maison*), una morfología que aparece también reflejada en el aspecto externo de la bóveda craneal (Arsuaga *et al.*, 1997b).

Esta morfología la hemos representado en la Figura 4.27 (A).

* En la colección de La Sima de los Huesos, se observa que en los ejemplares juveniles las paredes parietales descienden menos abruptamente desde la quilla, con un aspecto algo más redondeado que los adultos.

A partir de la observación de los lóbulos parietales de los endocráneos del registro fósil, se han establecido al menos tres grandes grupos morfológicos, que también son comúnmente utilizados en la descripción craneal Figura 4.27. (A-C).

(A) perfil en tienda. Desde la quilla sagital, los lóbulos parietales muestran una pendiente pronunciada lateralmente, hasta que alcanzan la correspondencia interna de la eminencia parietal craneal externa, a partir de donde las paredes se vuelven verticales. Esto da al endocráneo una forma general en tienda (*tent-like, en maison*). Esta es la morfología presente en los endocráneos de La Sima de los Huesos y en otros endocráneos del registro fósil humano como son: Arago, Modjokerto, Reilingen, La Chapelle-aux-Saints.

Wu *et al.*, (2006) describen los lóbulos parietales de Hexian como deprimidos superiormente. La quilla sagital en Hexian, se sucede a lo largo del área central de los lóbulos frontal y parietal.

Wu *et al.*, 2009 confirman que de la misma forma que Hexian, los lóbulos parietales de los endocráneos de la población de Zhoukoudian, están deprimidos superiormente. Sus endocráneos tienen quilla sagital también (se da a lo largo del eje central del lóbulo parietal).

En la colección de endocráneos de Zhoukoudian y Ngandong, se observa una ligera variación de la morfología descrita, ya que presenta las paredes verticales un poco abiertas hacia el exterior.

(B) perfil en bomba. Desde el vértex, el contorno del cerebro se inclina hacia abajo en todas direcciones. Lateralmente, la superficie del endocráneo se inclina hacia la eminencia parietal, y desde ahí hacia el lóbulo temporal.

Saccopastore 1 en vista occipital muestra un claro perfil en bomba (Bruner, E., y G. Manzi. 2008), y en otros endocráneos como La Ferrassie 1, La Quina 5, Teshik Tash

(C) **perfil abovedado.** Los parietales son redondeados desde la región sagital hasta la eminencia parietal, donde se continúan verticales las paredes laterales del endocráneo. Lo observamos en ejemplares como: Amud, Cro-Magnon 3, Brno III, colección de Predmost, Skhul 1, Dolni Vestonice 1, Combe Capelle, Singa. Parietales redondeados se observan también en el ejemplar Neandertal (sólo región dorsal).

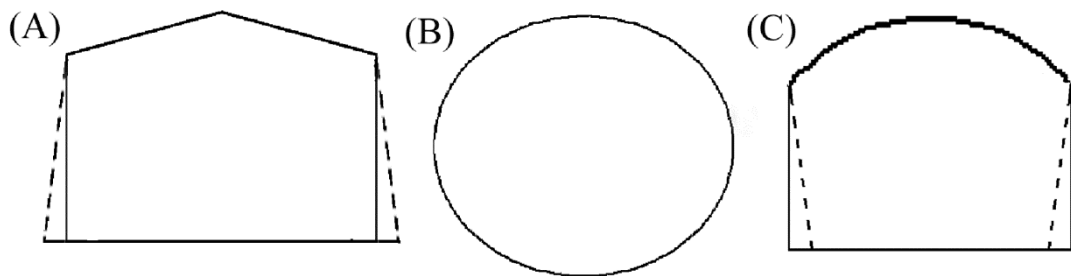


Figura 4.28. Representación de las 3 morfologías.

Resumiendo las observaciones realizadas: la morfología A) es la más común en los endocráneos de *Homo erectus* y otros fósiles del Pleistoceno medio, incluidos los endocráneos de La Sima de los Huesos.

La morfología B) es la más común en los Neandertales y la morfología C) es la más común en los humanos anatómicamente modernos u *Homo sapiens* primitivos. Estas morfologías son las mismas que se aprecian cuando se observan los cráneos externamente.

Los endocráneos de La Sima de los Huesos, muestran aún una morfología primitiva en sus parietales, ya que tanto Neandertales como humanos modernos exhiben parietales más redondeados, con una morfología diferente a los grupos anteriores, confirmando lo que ya decía Bruner (2011) que cuando se compara con las especies más arcaicas del género *Homo*, los Neandertales muestran un ensanchamiento lateral de los zonas parietal inferior y superior, mientras que los humanos modernos muestran una ampliación general de toda la zona parietal.

4.4.5. Conclusiones

Los endocráneos de La Sima de los Huesos, muestran aún una morfología primitiva en sus parietales.

4.5 Lóbulo temporal

4.5.1. Introducción y antecedentes

Igual que para el lóbulo parietal, pocos estudios sobre la morfología y rasgos propios del lóbulo temporal pueden encontrarse en la bibliografía.

Grimaud-Hervé (1997) realiza un análisis exhaustivo de los surcos apreciables en esta región. En este trabajo realizamos una breve descripción de algunos rasgos del lóbulo temporal en los endocráneos de La Sima de los Huesos en comparación con otros endocráneos del registro fósil humano.

4.5.2. Métodos

4.5.2.1. Muesca fronto-temporal

Espacio o depresión que queda entre los lóbulos temporal y frontal en la base de la cisura de Silvio o Valle silviano.

4.5.2.2. Grosor del lóbulo temporal

Aunque una comparación directamente visual nos puede indicar las diferencias en el grosor del lóbulo temporal entre dos ejemplares, grupos, especies... se ha tomado la medida del grosor del lóbulo temporal de un conjunto de endocráneos.

El punto superior de esta dimensión será el punto donde el lóbulo temporal conecta con el frontal, y el punto inferior o final será aquel donde finaliza la región redondeada del polo temporal, y comienza el sector plano de la circunvolución temporal inferior.

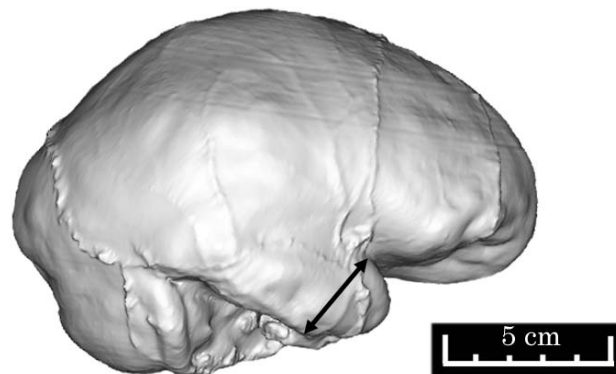


Figura 4.29. Grosor del lóbulo temporal.

4.5.2.3. Angulo de la proyección del polo temporal

Estableciendo primero la longitud máxima del endocráneo desde el polo frontal (pf) al polo occipital (po), se proyecta después el ángulo en el que se localiza el polo temporal (pt) respecto de esta longitud máxima.

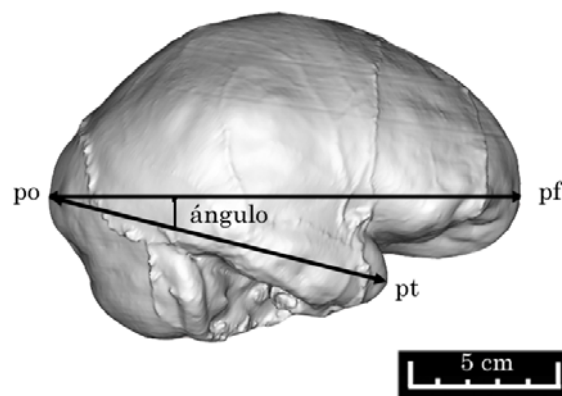


Figura 4.30. Angulo de la proyección del polo temporal.

po: polo occipital; pf: polo frontal; pt: polo temporal

4.5.3. Material

4.5.3.1. La Sima de los Huesos

- La muesca fronto-temporal ha sido claramente observada en los endocráneos 4, 5, 7, 13, 15, y se intuye aunque la región está un poco dañada en 3, 6, 10, 11, 12, 14, 16 y 17.
- Los endocráneos utilizados para medir el grosor del lóbulo temporal se encuentran en la tabla 4.1.
- Los endocráneos utilizados para medir el ángulo de la proyección del polo temporal se encuentran en la tabla 4.2.

4.5.3.2. Material comparativo

- La muesca fronto-temporal ha sido estudiada en los siguientes fósiles:
Homo erectus: ZKD XII y III, Ng 6, 11, 12, 13 y 14, Sg 10 y 17, Sm 3

Homo heidelbergensis/rhodesiensis: Bodo, Kabwe, Salé.

Homo neanderthalensis: Gibraltar, La Chapelle-aux-Saints 1, La Ferrassie 1, Krapina 6.

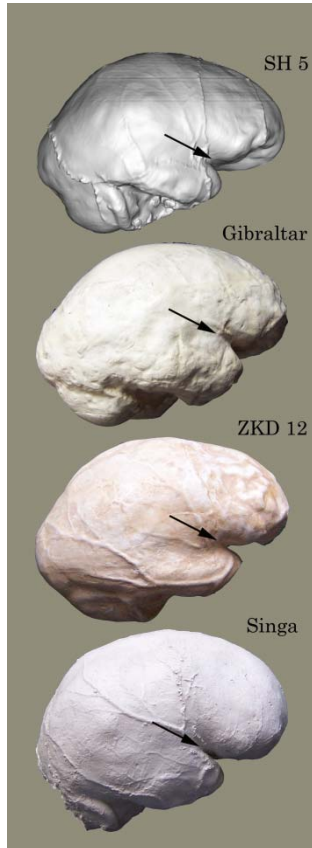
Homo sapiens primitivos: Jebel Irhoud 1 y 2, Predmost III y X, Combe Capelle, Singa.

Homo sapiens modernos: Sep 463, 490, 522 y 545.

- Los endocráneos utilizados para medir el grosor del lóbulo temporal se encuentran en la tabla 4.1.
- Los endocráneos utilizados para medir el ángulo de la proyección del polo temporal se encuentran en la tabla 4.2.

4.5.4. Resultados y Discusión

4.5.4.1. Muesca fronto-temporal



En los individuos de La Sima de los Huesos, se observa un espacio bien diferenciado entre los lóbulos temporal y frontal cerca del valle silviano (figura 4.31.).

Esta muesca o espacio se observa también de manera general en neandertales y en todos los grupos de *Homo erectus*. Wu *et al.*, (2006, 2009, 2010) describen bien este rasgo en el conjunto de endocráneos de Zhoukoudian y en Hexian.

Contrariamente, no se encuentra en los *Homo sapiens* ni primitivos ni modernos.

Por lo tanto es un rasgo plesiomórfico que puede haber desaparecido como consecuencia del proceso de globularización del cerebro exclusivo de *Homo sapiens* (Gunz *et al.*, 2012).

Figura 4.31. Muesca fronto-temporal en SH 5, Gibraltar, ZKD XII, y Singa representantes de distintos grupos fósiles humanos.

4.5.4.2. Grosor del lóbulo temporal

Los resultados obtenidos se exponen en la tabla 4.1.

Grupo	Individuos	Rango grosor
ZKD	III , X, XII,	3-4 cm
Otros <i>Homo erectus</i>	Trinil, Sambungmacan 3, Sangiran (2-10-17) y Ngandong (6-7-13-14)	4-5 cm
La Sima de los Huesos	3, 4, 5, 6, 7, 9, 12, 13, 14, 15, 16, 17	3-4 cm
Neandertales	Teshik Tash, Gibraltar, La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie 1, Monte Circeo. La Chapelle-aux-Saints y La Ferrassie 1 están en el límite superior del rango. Krapina estaría en el rango de 4-5	3-4 cm
AMH (humanos anatómicamente modernos)	Predmost, Singa, Cro-Magnon, Combe Capelle	4-5 cm

Tabla 4.1. Rangos del grosor del lóbulo temporal obtenido en distintos grupos fósiles humanos.

Tal y como explican Wu *et al.*, (2006, 2009) a partir de la observación visual de los lóbulos temporales de un conjunto de *Homo erectus*, los lóbulos temporales de los endocráneos de ZKD son estrechos y esbeltos (finos), al contrario que Hexian, Sm 3, Trinil II, Sangiran 2, Sangiran 12, Sangiran 17, KNM-ER 3733, KNM-ER 3883, KNM-WT 15000 y un conjunto de Chinos actuales quienes los tienen bastante más amplios. Estas observaciones se corresponden con las medidas obtenidas en los grupos aquí citados (Sangiran, Zhoukoudian, humanos modernos).

No encontramos una explicación evolutiva teniendo en cuenta la cronología en esta diferencia o similitud de valores, ya que tanto los *Homo erectus* más primitivos como los más modernos encajan en un rango, y el grupo cronológicamente intermedio (Zkd) muestra valores en un rango menor.

Pero sí podría darse una explicación evolutiva teniendo en cuenta la localización geográfica, ya que Zhoukoudian se localiza en China y los otros grupos en Indonesia. El conjunto de fósiles europeos (SH y Neandertales) si mantienen valores dentro de un mismo rango a pesar de la diferencia cronológica. A la vista de los resultados podemos decir que es un rasgo con variabilidad a lo largo del registro fósil.

4.5.4.3. Ángulo de la proyección del polo temporal

Grupo	Individuos	Ángulo promedio	Rango
SG	17, 10	13.76	13-14.8
ZKD	3, 11, 12	14.82	13.3-15.8
NG	7, 11, 12	15.5	12.2-17.8
La Sima de los Huesos	4, 5, 6, 14, 16, 17	14.63	13.5-17.6
Neandertal	Gibraltar, La Chapelle-aux-Saints 1, La Ferrassie 1, Teshik Tash, Le Moustier	17.45	14-19.9
AMH	Predmost III, X, Combe Capelle, Singa, Jebel Irhoud 2	15.52	12.7-17

Tabla 4.2. Resultados del ángulo de la proyección del polo temporal en los distintos grupos fósiles humanos.

Lo que se observa ante los resultados del ángulo promedio es que en los tres grupos de *Homo erectus*, Sangiran (SG), Zhoukoudian (ZKD) y Ngandong (NG), hay un incremento de ese ángulo desde el Pleistoceno inicial (SG) hasta el Pleistoceno final (NG).

Dentro de los dos conjuntos de la línea Europea (linaje neandertal) también se aprecia un incremento desde el conjunto de La Sima de los Huesos (SH) hasta el grupo de Neandertales, lo que indicaría igual que en el caso anterior, un incremento del ángulo a lo largo del tiempo, desde el Pleistoceno medio al Pleistoceno final dentro de un mismo linaje.

En ambos casos el incremento del ángulo lo asociamos al aumento de volumen encefálico que se produce desde los grupos más primitivos a los más modernos dentro de cada linaje.

En el caso de los humanos anatómicamente modernos, el ángulo es comparable a otros grupos con volúmenes encefálicos mucho menores, como es el caso de Ngandong, y mucho menor que los Neandertales, con volúmenes mucho más aproximados. Los procesos de acortamiento y globularidad que se dan en los cerebros de *Homo sapiens*, serían los responsables de esta disminución en el ángulo, al aproximar en el espacio ambos polos temporal y frontal.

Esto se ve también reflejado en el mayor o menor grado de desarrollo de la muesca fronto-temporal, prácticamente ausente en los *Homo sapiens*, como ya vimos anteriormente (punto 4.5.1.1).

4.5.5. Conclusiones

El conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos presenta una muesca en la región fronto-temporal, y es un rasgo plesiomórfico que comparte con los demás grupos humanos del registro fósil excepto los primeros *Homo sapiens* (humanos anatómicamente modernos).

El grosor del lóbulo temporal en los endocráneos de La Sima de los Huesos y neandertales se mantiene dentro del mismo rango. Este es un rasgo con cierta variabilidad o plasticidad dentro del registro fósil.

El ángulo de la proyección del polo temporal va incrementándose a lo largo del tiempo tanto dentro del conjunto asiático como dentro del conjunto europeo. Podría relacionarse con el incremento de volumen encefálico que se aprecia en cada grupo humano.

La desaparición de la muesca en la región fronto-temporal y la disminución del ángulo de la proyección del polo temporal en los humanos modernos, se asociaría al proceso de globularización exclusivo de los *Homo sapiens*.

4.6. Lóbulo occipital

4.6.1. Introducción y antecedentes

La región occipital que forma parte del endocráneo (lóbulos occipitales) apenas ha sido estudiada. Sí se han hecho observaciones sobre la escama occipital del cráneo, para ver la variación del llamado “moño occipital” en neandertales o la proyección que se observa en *Homo erectus* (Trinkaus & LeMay, 1982; Gunz & Harvati, 2007, 2011)

Algunas observaciones de la morfología general de los lóbulos occipitales serán apreciadas en este apartado destacando también las observaciones hechas en otros trabajos.

4.6.2. Métodos

4.6.2.1. Descripción general

Se realiza una observación de la morfología general de los lóbulos occipitales, y de la proyección de los polos occipitales.

4.6.2.2. Angulo occipital

Grimaud –Hervé (1997) define el ángulo occipital o lambdático como el ángulo formado por las tangentes en el borde sagital de los lóbulos occipitales y cerebelares. Se considera una parte superior y una inferior con respecto al eje máximo del endocráneo.

A partir de la descripción y los datos publicados en Grimaud-Hervé (1997), se detecta una incongruencia entre la representación del ángulo en la figura publicada (fig. 100ª pag. 315) y los resultados obtenidos. Tras exponer el tema a la autora, se confirma que hay un error en la figura y se establece la medida en los endocráneos de La Sima de los Huesos como puede apreciarse en la figura 4.31.

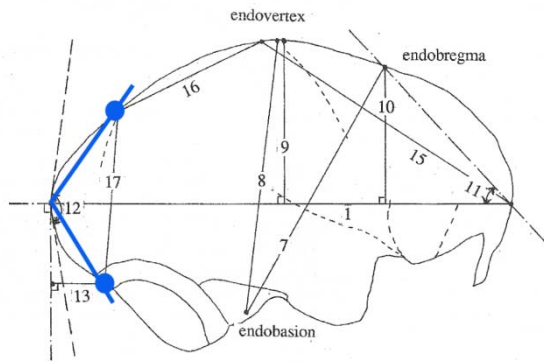


Figura 4.32. Representación gráfica del ángulo occipital o lambdático (marcado en azul). Modificado de Grimaud-Hervé (1997)

4.6.3. Material

4.6.3.1. La Sima de los Huesos

Endocráneos: 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 14, 16 y 17.

Los demás tienen la región de interés dañada o ausente.

4.6.3.2. Material comparativo

Algunos fósiles se han analizado a partir de algunas fotografías publicadas (véase la bibliografía usada en los resultados) y del visionado de los fósiles en las colecciones visitadas por la autora.

4.6.4. Resultados y Discusión

4.6.4.1. Descripción general

4.6.4.1.1. La Sima de los Huesos

El examen visual de los endocráneos de La Sima de los Huesos que tienen occipital, muestra occipitales bastante redondeados y ligeramente proyectados en la mayoría de los endocráneos: 2, 3, 5, 6, 7, 11, 14, 16 y 17.

En cambio los occipitales en los endocráneos 4, 9 y 10 están bastante más proyectados. Estos ejemplares, tienen un aspecto general más aplanado (bajo y alargado) que los demás componentes del conjunto, asemejándose al perfil que se observa en los Neandertales.

4.6.4.1.2. Material comparativo

Los lóbulos occipitales de ejemplares primitivos pertenecientes a los primeros *Homo*, como KNM-ER 3733, KNM-ER 3883, KNM-WT 15000, son redondeados (Holloway *et al.*, 2004; Wu *et al.*, 2009, 2010).

Bruner *et al.*, (2003b) destacan la marcada protrusión occipital de los *H. erectus* Asiáticos. Los trabajos realizados por Wu *et al.*, (2009, 2010), definen los lóbulos occipitales de la población de Zhoukoudian, Sangiran 2, Sangiran 10, Sangiran 12, Sangiran 17 como dorsoventralmente aplanados y con fuertes proyecciones posteriores. Hexian en cambio, aun teniendo occipitales especialmente prominentes, son redondeados (Wu *et al.*, 2006). Otros ejemplares Indonesios como Sm 3 o Trinil II muestran también occipitales redondeados, sin proyección. (Wu *et al.*, 2009, 2010).

Algunos individuos del Pleistoceno medio como Petralona y Broken Hill, exhiben una marcada proyección de los lóbulos occipitales, según Seidler *et al.*, (1997) y Holloway *et al.*, (2004). Ceprano, muestra unos lóbulos occipitales que no están particularmente extendidos hacia atrás (Bruner & Manzi 2005). Salé, un ejemplar de *Homo rhodesiensis* de Marruecos, se describe con lóbulos occipitales grandes, aplanados, prominentes y que sobresalen con fuertes proyecciones posteriores (Holloway *et al.*, 2004; Wu *et al.*, 2009, 2010).

Los lóbulos occipitales de los Neandertales como La Ferrassie 1, La Quina 5 o Spy, muestran protrusión posterior, relacionada con el llamado “moño” occipital, rasgo que se discute sea un carácter típico o propio de estos homínidos (Holloway *et al.*, 2004). Saccopastore 1, estudiado por Bruner & Manzi (2008) muestra una ligera depresión cerca del límite parieto-occipital, pero sin polos occipitales proyectados. Sus lóbulos occipitales parecen algo aplastados contra los parietales, sin una proyección occipital marcada, o flexión del contorno medio-sagital. Para los autores, Saccopastore 1 no presenta la proyección occipital descrita para los ejemplares Asiáticos.

En general, la mayoría de los *Homo sapiens* primitivos observados tienen occipitales ligeramente proyectados. (Jebel Irhoud, Amud, Dolni vestonice, Predmost, Brno, Combe Capelle, Cro-Magnon ...)

Análisis de poblaciones Chinas modernas, demuestran esos occipitales redondeados y sin proyección (Wu *et al.*, 2009, 2010). La observación de otros endocráneos de individuos modernos, actuales, también presentan occipitales redondeados sin proyección alguna.

Según Trinkaus & LeMay (1982) y Lieberman (1995) (en Lieberman *et al.*, 2000), la proyección posterior del lóbulo occipital relativo a la protuberancia occipital interna y a lambda, es más marcada en cerebros grandes, individuos dolicocefalos.

Pero si consideramos las observaciones realizadas, el tamaño del cerebro parece no tener mucha relación con el grado de proyección occipital.

4.6.4.2. Angulo occipital

4.6.4.2.1. La Sima de los Huesos

Individuo	Ángulo occipital o lambdático
Encr.2	123.7°
Encr.3	116.4°
Encr.4	107.8°
Encr.5	117.7°
Encr.6	131.1°
Encr.7	120.1°
Encr.9	111.9°
Encr.11	126.7°
Encr.14	124.8°
EnCr. 17	114.5°
Valor promedio	119.47°

Tabla 4.3. Resultados del ángulo occipital en la muestra de endocráneos de La Sima de los Huesos.

4.6.4.2.2. Material comparativo

Conjunto	Nº individuos	ángulo promedio
Sangiran	4	124,4°
Zhoukoudian	4	120,9°
Ngandong	3	121,2°
Pleistoceno medio Europa	2	124,8°
Würm Eurasia	6	123,7°
Würm África y Oriente Próximo	2	121,8°
Paleolítico Superior	6	121,0°
Humanos actuales	30	136,3°
Sima de los Huesos*	10	119,47°

Tabla 4.4. Extraído de Grimaud-Hervé (1997), Tabla 28, pag 336. Angulo occipital endocraneal total. * Añadido en el presente trabajo.

El valor promedio calculado para el conjunto de La Sima de los Huesos, resulta ser el valor más inferior de todos los conjuntos considerados.

Es un valor muy próximo al conjunto de Zhoukoudian que es un grupo contemporáneo al conjunto de La Sima de los Huesos, y similar a conjuntos más modernos como Ngandong o algunos individuos del Paleolítico Superior.

Destacar que el valor para La Sima de los Huesos, es muy inferior al obtenido por Grimaud- Hervé para otros fósiles del Pleistoceno medio europeo, (etapa y región a la que corresponden los fósiles de La Sima de los Huesos), aunque esto pudiera ser debido al número muy limitado de individuos incluidos en la muestra del Pleistoceno medio.

Casi todos los grupos fósiles están mostrando valores que encajan entre los 119,47° de La Sima de los Huesos y los 124,8° de otros fósiles del Pleistoceno medio europeo. Después se da un gran salto hasta superar los 136° visto en el conjunto de humanos actuales. Esto se corresponde con las observaciones anteriores, que nos estaban indicando una cierta proyección, mayor o menor en todo el conjunto de fósiles, salvo en los humanos actuales donde se considera que no hay proyección de los lóbulos occipitales, y por eso el ángulo resulta con una amplitud muy superior al resto de grupos.

4.6.5. Conclusiones

La región posterior del cerebro, observada en vista lateral, muestra rasgos muy similares en el conjunto de grupos fósiles, incluidos los endocráneos de La Sima de los Huesos, permaneciendo los caracteres primitivos en todo el conjunto.

Destaca y se separa el conjunto de humanos actuales, con occipitales muy redondeados y nada proyectados. La adquisición de un nuevo modelo más globular en el cerebro de estos humanos sería el responsable de esta redistribución de la región posterior.

Capítulo 5.

Análisis métrico.

5.1. Variables métricas endocraneales

5.1.1. Introducción y antecedentes

Un análisis métrico completo del endocráneo requiere de una serie de variables métricas que recojan información de toda su superficie, ya que para emprender análisis comparativos tanto intrapoblacionales (entre individuos del mismo grupo) como interpoblacionales (entre individuos de grupos y/o especies diferentes), se hace necesario el estudio de variables métricas que representen la totalidad del endocráneo. Se han de considerar por tanto variables métricas que analizan el endocráneo en toda su extensión, con algunas medidas más generales y otras más específicas delimitando un determinado lóbulo.

Para el análisis métrico de los endocráneos utilizados en este trabajo, se ha tomado de la literatura la definición de algunas variables métricas ya utilizadas en trabajos anteriores (Grimaud-Hervé, 1997; Bruner, 2004; Falk *et al.*, 2005; Xiujie Wu, 2006). También se han utilizado variables métricas nuevas, y se han corregido algunas medidas publicadas en Poza-Rey & Arsuaga (2009). Esta corrección se trata de la modificación de las variables métricas que habían sido tomadas sobre puntos endocraneales, que se corresponden con las proyecciones internas de los puntos craneales externos. Se tomaron así en aquel momento porque no se disponía de material comparativo, y se usaron las medidas y los resultados que se encontraron publicados en la bibliografía. Las nuevas variables métricas corregidas, se han medido utilizando exclusivamente puntos de la anatomía cerebral.

5.1.1.1. Objetivos

Con las medidas calculadas en la muestra de endocráneos de La Sima de los Huesos y en una serie de endocráneos del registro fósil y actual, realizaremos en una primera fase de estudio algunos análisis estadísticos, tanto univariantes como multivariantes, para estudiar en profundidad el comportamiento de las variables a lo largo de la evolución humana con especial atención al grupo de La Sima de los Huesos.

Además intentaremos analizar si ha habido reorganización en el cerebro entre las distintas especies humanas, si se puede averiguar algo acerca de la alometría y cómo ha afectado a los individuos de La Sima de los Huesos, y si se pueden establecer relaciones evolutivas a partir de los resultados de algunos índices endocraneales.

5.1.2. Métodos

5.1.2.1. Obtención de las medidas endocraneales

El programa de reconstrucción tridimensional (MIMICS) utilizado para obtener los endocráneos (Ver capítulo 3), cuenta con una herramienta *Measure and Analyse* que nos permite crear un “proyecto” donde se introducen un conjunto de variables *Points*, (puntos o landmarks definidos como aparecen en la tabla 5.1.) y posteriormente se establecen las variables métricas *Measurements* (medidas, ver tabla 5.2.) que se concretan con la elección de sus dos puntos extremos (elegidos del conjunto de *Points* anteriormente introducidos).

Vamos localizando los puntos definidos (tabla 5.1.) sobre el endocráneo virtual (figuras 5.1. y 5.2.), y de manera automática el programa genera el valor de la medida o dimensión definida.

En total, hemos trabajado con 18 variables métricas (tabla 5.2.), cuyos puntos distales se sitúan todos sobre puntos de la anatomía cerebral (figura 5.4.)

Algunos puntos como el vértex (endovértex) requieren de la disposición del endocráneo de manera que la longitud máxima (desde el polo frontal al polo occipital) sea paralela al plano horizontal.

En los individuos de La Sima de los Huesos que están incompletos, si mantienen uno de los lados bastante completo se ha hecho la imagen especular a partir del plano medio-sagital, siguiendo la marca de la sutura sagital (figura 5.3.). De esta forma, podemos tener medidas aproximadas de algunas variables métricas que completan una base de datos que, de otra forma, quedaría muy escasa debido a la poca completitud de los cráneos originales.

5.1.2.1.1. Puntos anatómicos sobre el molde endocraneal

fp	Polo frontal, el punto más anterior de los lóbulos frontales.
fv	Punto más ventral de los lóbulos frontales.
tv	Punto más ventral de los lóbulos temporales.
cv	Punto más ventral de los hemisferios cerebelares.
op	Polo occipital. Punto más posterior de los lóbulos occipitales.
o	Punto con mayor proyección lateral del lóbulo occipital
ev	Punto más dorsal del endocráneo, perpendicular a L (endovértex).
eb	Punto de encuentro de la sutura coronal con el seno sagital (endobregma). No se corresponde con el límite posterior del lóbulo frontal.
el	Punto de encuentro de la sutura lambdoidea con el seno sagital (endolambda). No se corresponde con el límite anterior del lóbulo occipital.
cr/sg	Punto de encuentro de la Cisura de Rolando (Surco Central) con el Seno sagital. Puede encontrarse: (a) anterior al endovértex o (b) posterior al mismo.
cp/sg	Punto de encuentro de la Cisura perpendicular con el Seno sagital
eat	Intersección de la Cisura perpendicular y el Seno lateral.
eba	Punto medio del margen anterior del foramen magnum (endobasion).
bat	Punto más anterior del lóbulo temporal en vista inferior.
mat	Punto más lateral sobre el molde cerebral al nivel del punto bat en vista inferior.
mbat	El punto medio de la línea que conecta los dos puntos bat .
fl	Punto con mayor proyección lateral del lóbulo frontal.
lat	Punto con mayor proyección lateral del endocráneo.
Br	Punto con mayor proyección lateral de la región de Broca (Broca's Cap)
rof	Punto con mayor proyección anterior en el lóbulo frontal en vista inferior
bpc	Punto con mayor proyección posterior en el lóbulo occipital en vista inferior

Tabla 5.1. Puntos endocraneales utilizados en este trabajo y su localización sobre el endocráneo.

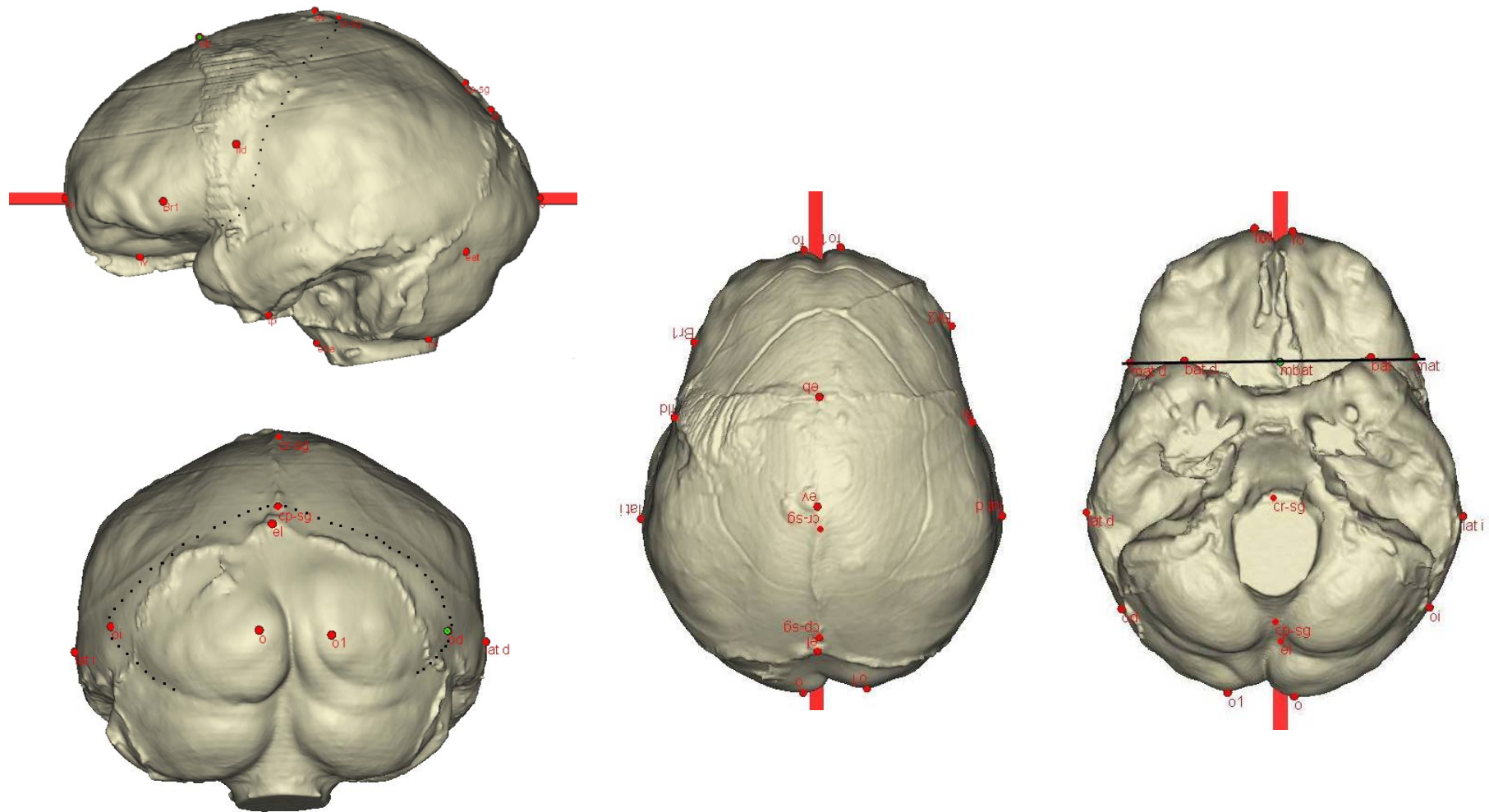


Figura 5.1. Representación de los puntos sobre el endocráneo 5.

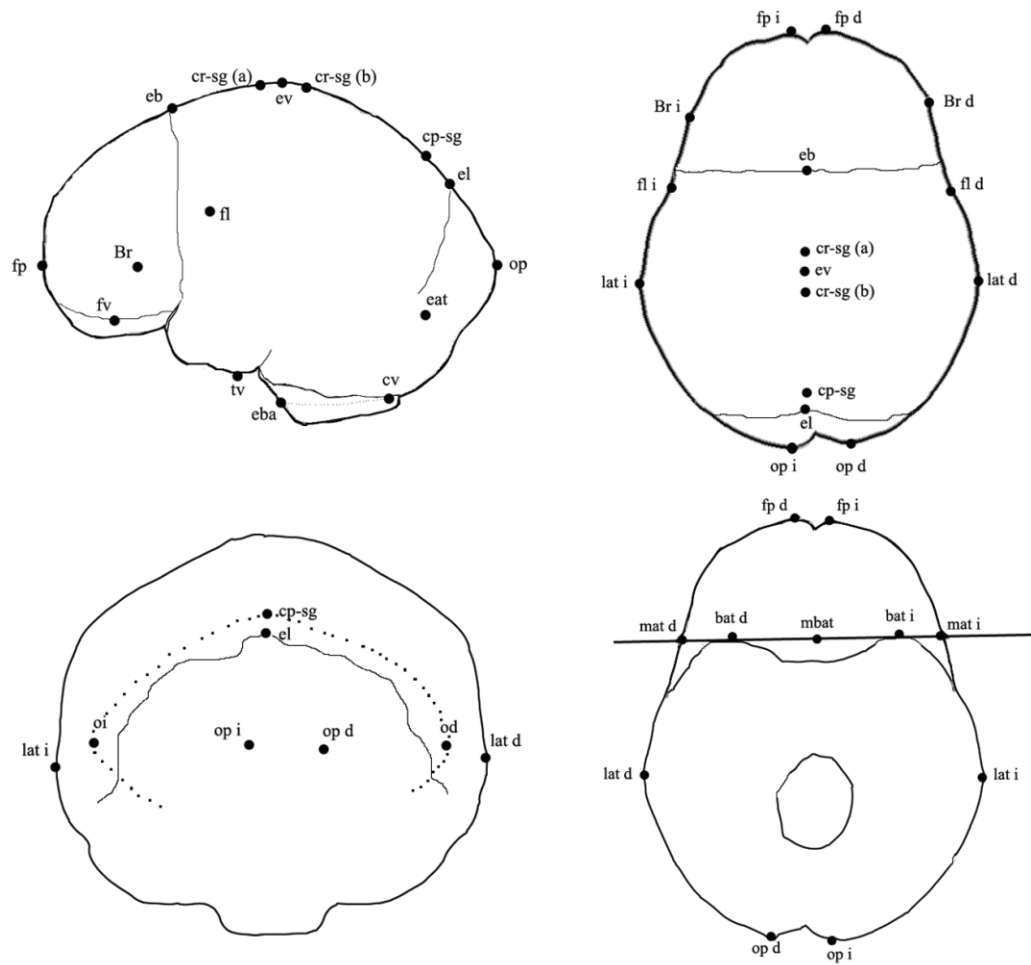


Figura 5.2. Esquema de los puntos utilizados sobre el molde endocraneal

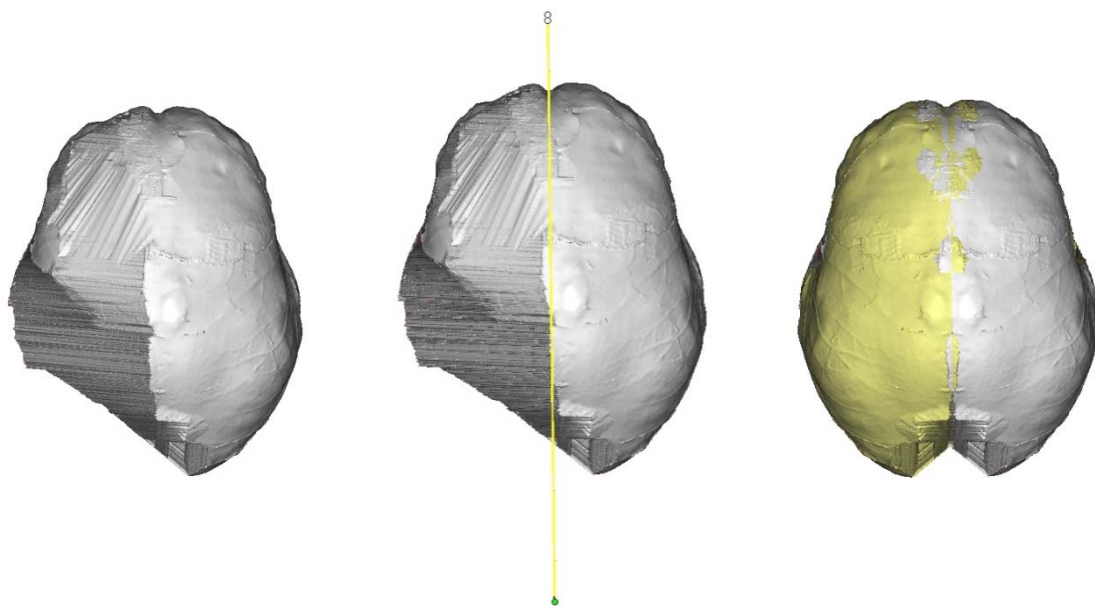


Figura 5.3. Reconstrucción del endocráneo 13 utilizando la imagen especular.

5.1.2.1.2. Variables métricas endocraneales

<i>Vista lateral</i>	
L	Longitud total. Valor medio de los dos hemisferios (fp-op)
H	Altura total (ev-cv)
CH	Altura cerebral (ev-tv)
FC	Cuerda frontal (fp-cr/sg)
PC	Cuerda parietal (cr/sg- cp/sg)
FH	Altura frontal (cr/sg- fv)
CR/SG- EBA	Distancia entre el punto de unión de la Cisura de Rolando (Surco Central) con el seno sagital y el punto endobasion.
CR/SG-CV	Distancia entre el punto de unión de la Cisura de Rolando (Surco Central) con el seno sagital y el punto más ventral del cerebelo.
CR/SG- EAT	Distancia entre el punto de unión de la Cisura de Rolando (Surco Central) con el seno sagital y el punto de unión de la cisura perpendicular con el seno lateral.
	Expansión parietal-temporal
P	Distancia entre op-cv.
<i>Vista inferior</i>	
Bat-bat	Distancia entre los puntos más anteriores de los lóbulos temporales.
Mat-mat	Máxima anchura del lóbulo frontal al nivel de la proyección de los puntos bat .
Mbat-rof	Distancia entre la línea media que conecta los dos puntos bat y la tangente al punto más rostral de la superficie orbital de los lóbulos frontales, rof .
BW	Anchura de Broca. Anchura del molde cerebral al nivel de las dos regiones de Broca. (Br d-Br i)
<i>Vista superior</i>	
BW	Anchura de Broca. Anchura del molde cerebral al nivel de las dos regiones de Broca. (Br d-Br i)
FW	Anchura máxima de los lóbulos frontales (fl d-fl i).
MW	Anchura máxima del molde cerebral (lat d-lat i).
<i>Vista posterior</i>	
OW	Anchura máxima de los lóbulos occipitales (od-oi).
Tabla 5.2. Definición de las medidas tomadas sobre el encéfalo (cerebro-cerebelo)	

L, definida en Grimaud-Hervé (1997), Holloway et al. (2004), o Bruner et al. (2004); *BW* y *MW* en Grimaud-Hervé (1997) y Bruner et al. (2004), *FC* y *PC*, de Bruner et al. (2004); *Bat-Bat*, *Mat-Mat* y *Mbat-Rof* en Falk et al. (2000).

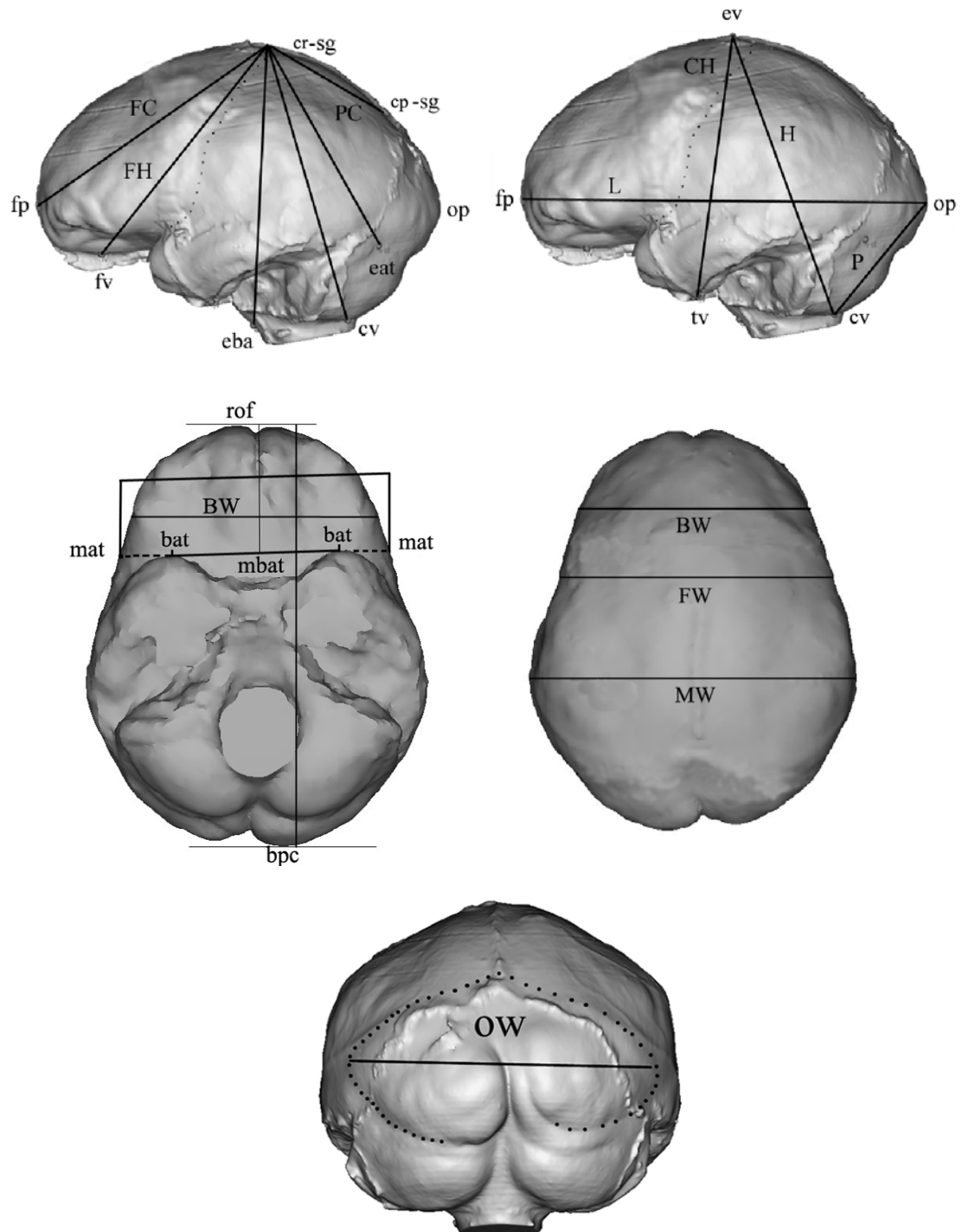


Figura 5.4. Variables métricas sobre el endocráneo 5, vista lateral, superior, inferior y posterior.

5.1.2.2. Análisis estadísticos

5.1.2.2.1. Estadística descriptiva

Medias y desviaciones estándar nos dan una idea aproximada de la variabilidad que presenta cada dimensión. Se harán dos análisis, por un lado los resultados para todo el conjunto de la muestra analizada y por otro lado los resultados de la muestra dividida en grupos.

5.1.2.2.2. Análisis de la varianza (ANOVA)

Hemos realizado un análisis de la varianza ANOVA de un solo factor (grupos humanos en los que ha sido dividida la muestra de estudio), para comparar los distintos grupos en una misma variable cuantitativa y detectar si hay diferencias significativas en alguna de ellas. El análisis de la varianza permite contrastar la hipótesis nula de que las medias de K poblaciones ($K > 2$) son iguales, frente a la hipótesis alternativa de que por lo menos una de las poblaciones difiere de las demás en cuanto a su valor esperado.

Sabemos que el volumen encefálico ha ido incrementando a lo largo del proceso evolutivo en las distintas especies humanas, y que está directamente relacionado con el tamaño endocraneal. Por lo tanto, las variables endocraneales se habrán visto afectadas por este incremento. Por esta razón realizaremos ANOVA tanto sobre los datos brutos como sobre las variables estandarizadas por el volumen endocraneal en cada individuo, con el fin de detectar si hay diferencias significativas en las variables independientemente de su tamaño.

5.1.2.2.3. Test de Bonferroni

Si la hipótesis nula es rechazada en algún caso, sabremos que las medias poblacionales comparadas no son iguales, pero no sabremos dónde en concreto se encuentran las diferencias.

Para saber qué media difiere de qué otra, deberemos utilizar un tipo particular de contrastes denominados comparaciones múltiples post hoc. El Test de Bonferroni es un test de comparaciones múltiples. Permite comparar, como los demás contrastes de este tipo, las medias de los t niveles de un factor después de haber rechazado la hipótesis nula de igualdad de medias mediante la técnica ANOVA. Usaremos por tanto el test de Bonferroni para concretar entre qué grupos se han establecido esas diferencias. De la misma forma que se hizo en el ANOVA, se aplicará sobre datos brutos y sobre datos estandarizados por el volumen endocraneal.

5.1.2.2.4. Matriz de correlación

La matriz de correlación nos explica cómo se encuentran relacionadas cada una de las variables con otra variable y se realiza para conocer el nivel de dependencia de las variables de nuestro estudio.

Lamentablemente, muchos ejemplares están incompletos, y debido a los datos perdidos en distintas variables, quedarán inutilizados muchos ejemplares de la muestra original en la matriz. Por esto, se realizará una selección de aquellas variables que estén representadas por un mayor número de ejemplares.

Estas son: L, H, FC, PC, eb-cv, eb-eat, FW, MW, OW.

5.1.2.2.5. Análisis de los componentes principales

El análisis de los componentes principales se ha realizado utilizando las mismas variables que se han seleccionado en el estudio anterior por contar con un mayor número de casos que otras variables.

En el caso de que los resultados no queden claros, es decir, que muchas variables resulten con valores muy elevados en los factores y no se discrimine sobre la importancia de unas pocas variables sobre otras (que es lo que pretendemos calculando los componentes principales), se realizará una rotación *varimax raw* que minimiza la variabilidad de los coeficientes para cada factor, reduciendo el número de variables que tienen alta saturación en un factor,

simplificando de esta forma la interpretación de los factores y mejorando la solución por columna (Guisande *et al.*, 2006).

5.1.3. Material

5.1.3.1. Obtención de las medidas endocraneales

5.1.3.1.1. La Sima de los Huesos

A pesar de la incompletitud de algunos ejemplares, de todos ellos se han recogido datos (2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16 y 17) salvo del endocráneo 8 . En los endocráneos 2, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, y 17 ha sido necesario el uso de imagen especular para calcular algunas medidas sobre todo de las regiones más posteriores.

5.1.3.1.2. Material comparativo

Uno de los objetivos de este trabajo, dentro de incrementar el conocimiento de este grupo humano (La Sima de los Huesos), es observar su situación evolutiva respecto de otras especies del registro fósil - sobre todo dentro del género *Homo*- a partir de la información que nos aportan los moldes endocraneales.

Para ello se ha organizado la muestra de estudio en varios grupos, asociándolos por especie, grupo, o población para facilitar posteriores análisis.

~ ***Homo* primitivos**, que incluye ejemplares del Pleistoceno inicial, con representantes de las especies *Homo habilis*, *Homo georgicus* y *Homo ergaster*, donde se incluyen KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, Dmanisi D2280, Dmanisi D2282, KNM-ER 3733, KNM-ER 3883 y KNM-WT 15000.

~ Un amplio conjunto de ejemplares asiáticos de la especie *Homo erectus*, que ha sido organizado teniendo en cuenta su localización geográfica y una cronología diferente para cubrir todo el Pleistoceno.

La colección de Sangirán (Java, Indonesia), que pertenece al Pleistoceno inicial (Bettis III *et al.*, 2009; Indriati & Antón, 2010) se ha denominado **Sangirán** e incluye a los ejemplares 2, 12, 17 y 38. La población de **Zhoukoudian** (China), situada dentro del Pleistoceno medio (Shen *et al.*, 2001; Wu *et al.*, 2009), está formada por los individuos III, X, XI, XII.

Finalmente, el conjunto más moderno de *Homo erectus* lo constituyen los ejemplares de **Ngandong** (Java, Indonesia), del Pleistoceno final (Kidder & Durband 2004) donde se incluyen los individuos 1, 5, 6, 7, 11 y 12.

- ~ Pleistoceno medio europeo y africano, tenemos a Petralona y Aragón como ejemplares europeos y Kabwe como africano.
- ~ El siguiente grupo lo forman los individuos incluidos en la especie ***Homo neanderthalensis***. Los representantes de este grupo son:
Ehringsdorf, La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie 1, Le Moustier, Teshik Tash, La Quina 5, y Neandertal.
- ~ Por último, la especie ***Homo sapiens***, representada por tres subgrupos.
 - ~ Por un lado, *Homo sapiens* del Pleistoceno final (*Homo sapiens* primitivos, primeros humanos anatómicamente modernos), con los siguientes individuos: Brno III, Jebel Irhoud 1 y 2, Predmost III, IV, IX y X, Cro-Magnon 3, Combe Capelle, Skhul I y Singa.
 - ~ Una pequeña selección de 4 ejemplares de la población de Sepúlveda (SEP) 463, 545, 490 y 522 (época Medieval).
Estos 4 individuos han sido seleccionados por tener volúmenes endocraneales próximos a los endocráneos 4 y 5 de La Sima de los Huesos, para realizar un estudio puntual y concreto sobre la alometría, y cuyas medidas han sido también utilizadas para otros análisis. De volumen endocraneal conocido.
 - ~ Por último, hemos recogido datos de un conjunto de 50 humanos modernos actuales (*Homo sapiens* modernos). De volumen endocraneal desconocido.
De este conjunto se seleccionarán un número determinado de individuos para los distintos análisis llevados a cabo.

~ Para un pequeño aporte sobre los estudios de microcefalia, aprovechamos a tomar medidas sobre un conjunto de microcéfalos (n= 6) depositados en el Musée de L'Homme (París)

5.1.3.2. Análisis estadísticos

Con el fin de saber si las variables métricas que hemos considerado para el estudio de los endocráneos han variado mucho a lo largo de la evolución humana, hemos asociado los fósiles en 7 grupos, que recogen individuos desde los primeros *Homo* hasta los humanos más actuales (Primeros *Homo*, *Homo erectus*, *Homo heidelbergensis*, SH, *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens primitivos* y *Homo sapiens modernos*) y que serán usados manteniendo los mismos componentes en los análisis de estadística descriptiva, ANOVA y en la aplicación del Test de Bonferroni. .

El conjunto de datos que utilizaremos para los análisis de la varianza queda compuesto por los siguientes individuos (N= 79):

Grupo 1 (primeros *Homo*): KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, KNM-ER 3733, KNM-ER 3883 y KNM-WT 15000, Dmanisi (D) 2280 y 2282.

Grupo 2 (*Homo erectus*): Sangirán (Sg) 2, 12,17 y 38, Zhoukoudian (ZKD) III, X, XI y XII, Ngandong (Ng) 1, 6, 7, 11 y 12, Modjokerto, Sambungmacan 3, Trinil 2.

Grupo 3 (*Homo heidelbergensis*): Petralona, Kabwe, Arago 21+47,

Grupo 4 (La Sima de los Huesos): La Sima de los Huesos 2,3,4,5,6,7,9,10,11,12,13,14,15,16 y 17,

Grupo 5 (*Homo neanderthalensis*): Ehringsdorf, La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie 1, Le Moustier, Teshik Tash, La Quina 5, Neandertal,

Grupo 6 (*Homo sapiens primitivos* o *primeros humanos anatómicamente modernos*): Brno III, Jebel Irhoud 1 y 2, Predmost III, IV, IX y X, Cro-Magnon 3, Combe Capelle, Skhul I, Singa,

Grupo 7 (*Homo sapiens modernos* o *humanos actuales*):

- Sepúlveda (SEP) 463, 545, 490 y 522. Volumen endocraneal conocido.

- Humanos modernos del Musée de L'Homme n°s : 10111, 1294bis, 1489, 1490, 1865, 19246, 25027, 3635, 3661, 3662, 3663, 3664, 3665, 3666, 3667, 3668. Volumen endocraneal desconocido. A estos individuos les vamos a dar un mismo valor de volumen endocraneal que será 1355 cc (Kappelman, 1996 en Collard, 2002) como valor medio aproximado para la especie *Homo sapiens* en su fase actual.

5.1.3.2.1. Matriz de correlación

Para este análisis no se ha tenido en cuenta el conjunto de humanos actuales del Musée de L'Homme por dos razones:

Como ya vimos, los humanos actuales parecen haber sufrido modificaciones desde los primeros *Homo sapiens* hace unos 15000 años (Weaver, 2001), y por eso ambos grupos de *Homo sapiens* se van a diferenciar tanto en tamaño como en forma por la ley de la alometría. Los *Homo sapiens* más modernos o actuales han sufrido además un proceso de globularización (Gunz *et al.*, 2012) que ha hecho que estos humanos se alejen del patrón alométrico seguido por todos los demás grupos humanos (Bruner *et al.*, 2003). Además, al ser un conjunto de datos de individuos completos podrían opacar los resultados de algunas variables que cuentan con pocos datos de todos los demás conjuntos. Aun así, se han mantenido los cuatro individuos modernos de Sepúlveda, que fueron seleccionados por tener volúmenes encefálicos similares a los dos endocráneos más completos de La Sima de los Huesos, para introducir una ligera variabilidad al conjunto de *Homo sapiens*.

Dado que hay muchas variables que están presentes en muy pocos individuos y lo que nos interesa es poder analizar lo que sucede entre las variables contando con el mayor número de individuos posible, la selección de aquellas variables presentes en un mayor número de casos deja reducido a un N=38 el número de ejemplares para la muestra de estudio, pero con individuos pertenecientes a todos los grupos:

- *Homo* primitivo; N= 6 (KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, KNM-ER 3733, KNM-ER 3883, KNM-WT 15000, D2280)

- *Homo erectus* de Sangirán N= 4 (Sangirán 2, Sangirán 12, Sangirán 17, Sangirán 38)
- *Homo erectus* de Zhoukoudian N= 4 (ZKD III, ZKD X, ZKD XI, ZKD XII)
- *Homo erectus* de Ngandong N= 6 (Ngandong 1, Ngandong 6, Ngandong 7, Ngandong 11, Ngandong 12, Sambungmacan 3). Sambungmacan 3 es incluido en este grupo por las grandes similitudes que tiene con los ejemplares de Ngandong (Delson *et al.*, 2001).
- Pleistoceno medio - *Homo heidelbergensis* Europa y África. N= 3 (Petrалona, Kabwe, Aragón)
- Sima de los Huesos (SH); N= 3 (SH 4, SH 5, SH 17)
- *Homo neanderthalensis*; N= 4 (La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie 1, Teshik Tash, Ehringsdorf)
- *Homo sapiens* N= 8 (Predmost IV, Predmost IX Predmost X, Singa 1 y SEP (463, 545, 490, 522)

5.1.3.2.2. Análisis de los componentes principales

5.1.3.2.2.1. Registro fósil y actual del género *Homo* I

Se han utilizado los mismos individuos que se seleccionaron para calcular la matriz de correlación (N=38). (ver apartado 5.1.3.3.1.)

5.1.3.2.2.2. Registro fósil y actual del género *Homo* II

Como ya se ha indicado previamente, Weaver (2001) expone que el proceso de encefalización durante la evolución humana ha tenido un largo período de **encefalización global** desde los primeros homínidos hasta los humanos del Pleistoceno medio, y otro período más corto de **expansión neocortical** que ha afectado concretamente a *Homo neanderthalensis* y a los primeros *Homo sapiens* o humanos anatómicamente modernos.

Ya en el período que considera actual (15 000 años hasta el presente), destaca sobre todo la **expansión cerebelar**, proceso que habría afectado únicamente a los humanos modernos más actuales.

Entendemos con ello que el encéfalo de los primeros *Homo sapiens* va a diferir en algunos aspectos del de los humanos modernos más actuales.

Por esta razón, se han incluido a los datos anteriores un conjunto de endocráneos de humanos actuales con el fin de observar si dichos cambios se ven reflejados en el estudio conjunto al correlacionar las variables.

Este nuevo análisis incluye 15 humanos modernos, ya que es un número con el que obtenemos resultados muy similares de varianza respecto del conjunto anterior formado por sólo fósiles (aunque ya se incluyen 4 individuos modernos (SEP) por razones de estudio comparativas con los endocráneos completos de La Sima de los Huesos).

Se añaden los siguientes 15 humanos actuales (10111, 1294 bis, 1489, 1490, 1865, 19246, 25027, 3635, 3661, 3662, 3663, 3664, 3665, 3666, 3667). Por lo tanto la muestra para este estudio asciende a N=53 individuos.

5.1.3.2.2.3. Registro fósil y actual del género *Homo* con especial atención al conjunto de La Sima de los Huesos

Muchos individuos de la muestra objeto de estudio de este trabajo (La Sima de los Huesos), han quedado fuera de algunos análisis por ser individuos incompletos y no tener datos para la mayoría de las variables. Por esta razón, y puesto que queremos observar el comportamiento de los individuos de La Sima de los Huesos como grupo, se ha hecho una selección de las variables que tienen mayor representación en la muestra de La Sima de los Huesos.

Con esta medida, han quedado incluidos en el estudio nuevos individuos de La Sima de los Huesos y de otros grupos que anteriormente quedaban fuera por las variables seleccionadas y al contrario, quedan fuera del análisis individuos de otros grupos que antes sí fueron considerados.

La nueva muestra de estudio queda como sigue con N= 56 individuos.

- *Homo* primitivo; N= 6 (KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, KNM-ER 3733, KNM-ER 3883, KNM-WT 15000, D2280)
- *Homo erectus* de Sangirán N= 3 (Sangirán 12, Sangirán 17, Trinil 2) Trinil 2 es incluido en este grupo por las grandes similitudes que tiene con los ejemplares de Sangirán (Widianto 2001)
- *Homo erectus* de Zhoukoudian N= 2 (ZKD III, ZKD XII)
- *Homo erectus* de Ngandong N= 5 (Ngandong 6, Ngandong 7, Ngandong 11, Ngandong 12, Sambungmacan 3). Sambungmacan 3 es incluido en este grupo por las grandes similitudes que tiene con los ejemplares de Ngandong (Delson *et al.*, 2001).
- Pleistoceno medio N= 3 (Petalona, Kabwe, Aragón)
- Sima de los Huesos (SH); N= 8 (SH 4, 5, 7, 9, 11, 14, 15, 17)
- *Homo neanderthalensis*; N= 6 (La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie 1, Teshik Tash, Ehringsdorf, La Quina 5, Neandertal)
- *Homo sapiens* N= 23 (Predmost X, Singa 1 Jebel Irhoud 1, Cro Magnon3 y SEP (463, 545, 490, 522), 10111, 1294 bis, 1489, 1490, 1865, 19246, 25027, 3635, 3661, 3662, 3663, 3664, 3665, 3666, 3667

5.1.4. Resultados y discusión

5.1.4.1. Obtención de las medidas endocraneales

5.1.4.1.1. La Sima de los Huesos

Las medidas obtenidas en cada uno de los individuos de la muestra de estudio de La Sima de los Huesos quedan recogidas en la tabla 5.3.

5.1.4.1.2. Material comparativo

Todas las medidas obtenidas en el conjunto de endocráneos del registro fósil y actual quedan recogidas en la tabla A.5.1. en anexos (individuos ordenados alfabéticamente).

individuo	L	H	CH	FC	PC	FH	rs/sg-eba	rs/sg-cv	rs/sg-eat	P	Bat	Mat	Mbat	Bpc	BW	FW	MW	OW
EnCr. 2					52,21											122,28	136,28	97,97
EnCr. 3					54,98				101,83		61,22				96,3	107,9	134,98	98,32
EnCr. 4	174,35	124,4	113,95	119,26	50,53	115,4	113,48	119,82	107,22	76,37	73,47	113,15	47,15	173,86	101,61	115,98	146,62	113,62
EnCr. 5	159,86	118,63	107,19	110,72	47,8	105,27	110,02	114,56	98,35	62,43	64,82	98,16	51,14	161,09	92,15	106,54	129,22	105,97
EnCr. 6	167,57									69,34	62,28	101,6	47,44	168,82	99,73	106,23	129,72	97,21
EnCr. 7	161,8	113,22		114,43	57,92			112,45		71,25	62,53			162,1	88,7	104,34	126,76	98,09
EnCr. 8																		
EnCr. 9	172,24			115,55	47,47				94,08					172,57	92,88	113,58	134,93	102,41
EnCr. 10											68,08				95,72	109,9	131,49	
EnCr. 11	158,76			118,03	51,75		109,23	114,72	94,28	60,92					98,18	113,53	129,34	93,76
EnCr. 12											68,32				100,32	116,61	132,61	
EnCr. 13								123,3			73,08				101,4	114,45	141,78	
EnCr. 14	161,83		110,52	114,59	57,81				99,64		67,68				94,38	113,56	132,43	91,14
EnCr. 15	167,24			117,48	54,65				104,32		91,18				103,26	114,01	140,36	95,69
EnCr. 16	167,88									84,11	68,85				97	103,84	131,39	97,52
EnCr. 17	168,18	128,05		111,74	59,2	108,54		121,8	100,71	70,93	64,5				93,47	108,99	132,86	102,04

Tabla 5.3. Medidas sobre los endocráneos de la colección de La Sima de los Huesos, usando solamente puntos de la anatomía cerebral. En individuos incompletos, se ha obtenido la imagen especular y se han tomado las medidas sobre el ejemplar reconstituido, por lo tanto son medidas estimadas (destacadas en rojo).

Bat = bat-bat; Mat = mat-mat; Mbat = mbat-rof; Bpc = bpc-rof

5.1.4.2. Análisis estadísticos

5.1.4.2.1. Estadística descriptiva

Las desviaciones estándar del conjunto total de la muestra han resultado ser muy elevadas en todas las variables, indicando una distribución muy heterogénea de los datos, como era de esperar debido a la gran diversidad de grupos humanos considerados (tabla 5.4.). Los resultados para los distintos grupos se muestran en la tabla 5.5.

Muestra total					
	N	Media	Mínimo	Máximo	Desviación estándar
L	74	166,51	125,0000	190,0000	13,42
H	63	120,17	74,0000	145,0000	14,32
CH	55	114,95	86,0000	139,0000	12,81
FC	72	116,34	85,0000	149,0000	13,52
PC	74	58,27	38,0000	81,0000	9,23
FH	39	109,60	82,0000	129,0000	12,24
eb-ba	39	115,73	82,0000	134,0000	12,46
eb-cv	64	119,83	75,0000	144,0000	13,97
eb-eat	70	98,29	72,0000	120,0000	10,39
P	65	70,05	42,0000	89,0000	9,93
bat-bat	46	69,72	58,0000	91,1800	7,00
mat-mat	36	111,40	92,0000	135,0000	10,91
mbat-rof	35	44,92	34,0000	54,0000	4,74
bpc-rof	68	167,78	126,0000	191,0000	14,04
BW	66	100,81	71,0000	121,0000	10,36
FW	72	113,86	78,0000	137,0000	11,08
MW	76	131,43	94,0000	150,0000	10,18
OW	76	95,11	65,0000	115,0000	8,74

Tabla 5.4. Resultados de las medias, mínimos, máximos y desviaciones estándar de las variables consideradas en el estudio en la totalidad de la muestra.

Variables	Grupos																				
	1			2			3			4			5			6			7		
	N	Media	SD	N	Media	SD	N	Media	SD	N	Media	SD	N	Media	SD	N	Media	SD	N	Media	SD
L	7	141,43	9,29	16	160,09	11,45	3	167,99	7,83	10	165,97	5,23	7	178,86	3,67	11	179,86	8,35	20	168,79	8,32
H	7	94,43	11,73	14	109,25	6,68	3	119,22	11,48	4	121,08	6,52	6	132,17	3,31	9	130,00	8,66	20	128,77	6,23
CH	6	95,00	5,44	10	102,80	9,21	3	114,37	2,10	3	110,55	3,38	5	122,20	5,54	8	121,00	9,96	20	123,54	7,77
FC	7	93,79	6,00	16	107,63	8,96	3	115,97	8,55	8	115,23	3,00	7	128,43	4,96	11	130,91	12,94	20	119,46	7,88
PC	7	45,86	7,01	16	54,38	7,33	3	57,55	3,15	10	53,43	4,17	7	52,86	2,48	11	62,73	5,62	20	67,68	6,65
FH	4	87,25	4,57	5	97,40	8,82	3	111,71	4,21	3	109,74	5,17	2	120,00	2,83	2	110,00	2,83	20	115,71	8,86
eb-ba	4	89,75	5,80	3	103,67	7,02	2	114,33	10,37	3	110,91	2,26	1	121,00		6	118,83	9,06	20	122,40	7,20
eb-cv	7	94,86	11,10	14	109,93	7,99	3	117,53	10,07	6	117,78	4,45	5	128,40	3,05	9	128,56	6,80	20	130,40	7,07
eb-eat	7	78,57	8,24	16	91,34	5,86	3	99,27	4,95	8	100,05	4,56	6	105,17	3,43	10	101,20	5,53	20	106,37	6,51
P	7	52,79	7,00	14	64,86	7,80	3	78,04	8,55	7	70,76	7,94	5	80,60	6,02	9	75,67	7,02	20	73,10	5,01
bat-bat	4	60,25	2,06	2	66,50	3,54	3	69,91	1,82	12	68,83	8,07	2	72,00	1,41	3	73,33	5,77	20	71,67	6,78
mat-mat	4	96,25	3,50	2	104,00	2,83	3	103,89	6,93	3	104,30	7,85	2	117,00	4,24	2	114,50	6,36	20	116,49	9,99
mbat-rof	4	37,25	2,87	2	43,00	2,83	3	43,85	1,62	3	48,58	2,22	1	47,00		2	43,50	2,12	20	46,29	4,46
bpc-rof	7	142,14	9,25	16	161,19	11,59	2	173,50	0,71	5	167,69	5,87	7	180,00	3,65	11	180,91	8,68	20	169,97	8,27
BW	7	83,71	6,52	11	96,27	7,90	3	100,25	5,91	14	96,79	4,21	6	110,50	4,85	5	109,20	4,97	20	107,18	8,43
FW	6	94,00	8,97	16	107,53	8,24	3	112,84	8,83	15	111,45	5,17	6	120,83	6,24	6	126,33	6,77	20	120,99	7,25
MW	7	111,86	9,44	15	127,40	5,12	3	134,67	3,22	15	134,05	5,35	7	137,86	8,47	9	136,33	9,53	20	134,41	9,01
OW	7	80,21	7,89	16	93,09	4,30	3	96,55	3,58	12	99,48	5,94	7	100,00	4,00	11	98,45	7,35	20	95,56	9,93

Tabla 5.5. Resultados de las medias y desviaciones estándar de las variables consideradas en el estudio por grupos. Marcados en rojo los datos que no pueden analizarse por contener información insuficiente (solo 2 individuos).

5.1.4.2.2. Análisis de la varianza (ANOVA)

Los resultados del ANOVA quedan recogidos en la tabla 5.6.

Con los datos brutos obtenemos 4 variables con resultados no significativos y son: Bat-Bat (Distancia entre los puntos más anteriores de los lóbulos temporales), Mbat-rof (expresa la proyección del lóbulo frontal en vista inferior), MW y OW (anchuras máxima y occipital respectivamente). Es decir, estas variables endocraneales habrían sido las más estables a lo largo de todo el proceso evolutivo humano.

Estandarizadas las variables por el volumen endocraneal del individuo, el resultado muestra que todas las variables tienen diferencias significativas. Es decir, que a lo largo del desarrollo evolutivo humano, todas las variables métricas endocraneales han sufrido en algún período evolutivo (representado por uno de los grupos humanos antes citados) un proceso de diferenciación con respecto a otros grupos.

VARIABLE	F	P	F stand	P stand
L	3,22	0,02	25,47	0,00
H	12,86	0,00	9,53	0,00
CH	5,22	0,00	14,39	0,00
FC	3,84	0,01	14,97	0,00
PC	8,14	0,00	2,78	0,04
FH	3,65	0,01	8,26	0,00
EB-BA	7,27	0,00	10,07	0,00
EB-CV	9,96	0,00	11,54	0,00
EB-EAT	7,22	0,00	8,85	0,00
P	5,52	0,00	6,74	0,00
BAT-BAT	1,05	0,42	11,11	0,00
MAT-MAT	2,75	0,04	8,79	0,00
MBAT-ROF	1,41	0,26	4,75	0,00
BPC-ROF	3,39	0,02	22,24	0,00
BW	2,93	0,03	11,20	0,00
FW	4,65	0,00	14,90	0,00
MW	1,53	0,22	23,42	0,00
OW	1,57	0,20	9,10	0,00

Tabla 5.6. Resultados del ANOVA sobre datos brutos y estandarizados por su volumen endocraneal.

5.1.4.2.3. Test de Bonferroni

Los resultados de este test (tabla 5.7) nos indican entre qué grupos se van a dar diferencias significativas. Analizamos variable por variable viendo si coinciden los resultados entre las variables con resultados brutos y estandarizados por volumen endocraneal. Cuando eliminamos el factor tamaño, se destacan las diferencias que serán debidas a la alometría.

L usando los datos brutos, la única diferencia significativa se da entre los dos extremos de la muestra (Primeros *Homo* -*Homo sapiens* modernos). Con los datos estandarizados, los primeros *Homo* muestran diferencias significativas con todos los demás grupos salvo con *Homo erectus*. *Homo erectus* muestra diferencias con las especies más modernas (*Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens* primitivos y *Homo sapiens* modernos) y *Homo heidelbergensis* con los *Homo sapiens* primitivos.

H usando los datos brutos, obtenemos diferencias significativas entre los primeros *Homo* y parte del clado neandertal (*Homo neanderthalensis* y SH), y con los humanos más modernos. También *Homo erectus* y *Homo heidelbergensis* muestran diferencias significativas con los neandertales y con los humanos más modernos. Con los datos estandarizados, solo son significativas las diferencias entre los primeros *Homo* y el resto de grupos excepto con los *Homo erectus*.

CH usando los datos brutos, la única diferencia significativa se da entre los dos extremos de la muestra (Primeros *Homo* -*Homo sapiens* modernos). Con los datos estandarizados, son significativas las diferencias entre los primeros *Homo* y el resto de grupos excepto con los *Homo erectus*. También *Homo erectus* con *Homo sapiens* primitivo.

FC usando los datos brutos, los únicos grupos con diferencias significativas son los primeros *Homo* con los neandertales y los humanos más actuales. Con los datos estandarizados, se observa que los primeros *Homo* muestran diferencias significativas con SH, neandertales y el conjunto de *Homo sapiens*.

Homo erectus solamente muestra diferencias significativas con el conjunto de los *Homo sapiens*, y los *Homo heidelbergensis* con los primeros humanos anatómicamente modernos.

PC usando los datos brutos, quedan destacadas las diferencias significativas entre los primeros *Homo* y *Homo sapiens* modernos, y entre SH y *Homo sapiens* modernos. Con los datos estandarizados, no parece que haya diferencias entre ningún grupo.

FH usando los datos brutos, la única diferencia significativa se da entre los dos extremos de la muestra (Primeros *Homo* -*Homo sapiens* modernos). Con los datos estandarizados, las diferencias aparecen entre los primeros *Homo* y SH, entre los primeros *Homo* y los neandertales, y entre los primeros *Homo* y el conjunto de *Homo sapiens*. También entre los *Homo erectus* y *Homo sapiens* primitivo.

EB-BA usando los datos brutos, la única diferencia significativa se da entre los dos extremos de la muestra (Primeros *Homo* -*Homo sapiens* modernos). Con los datos estandarizados, se obtienen diferencias significativas entre los primeros *Homo* y todos los demás grupos excepto *Homo erectus*.

EB-CV usando los datos brutos, se dan diferencias significativas entre los dos extremos de la muestra (Primeros *Homo* -*Homo sapiens* modernos) y también entre *Homo heidelbergensis* y *Homo sapiens* moderno. Con los datos estandarizados, las diferencias significativas aparecen entre los primeros *Homo* y todos los demás grupos excepto *Homo erectus* y entre *Homo erectus* y los primeros humanos anatómicamente modernos.

EB-EAT usando los datos brutos, se dan diferencias significativas entre los primeros *Homo* y SH, entre los primeros *Homo* y los neandertales, y entre los primeros *Homo* y los humanos más modernos. Con los datos estandarizados, las diferencias significativas solo aparecen entre los primeros *Homo* y los neandertales, y entre los primeros *Homo* y el conjunto de *Homo sapiens*.

P usando los datos brutos, las diferencias significativas solo aparecen entre los primeros *Homo* y los neandertales, y entre los primeros *Homo* y el conjunto de *Homo sapiens*. Con los datos estandarizados, se incluye al grupo de SH en estas diferencias.

BAT-BAT usando los datos brutos, no hay diferencias significativas entre ningún grupo.

Con los datos estandarizados, los primeros *Homo* muestran diferencias significativas con SH, con los neandertales y con el conjunto de *Homo sapiens*.

MAT-MAT usando los datos brutos, no hay diferencias significativas entre ningún grupo. Con los datos estandarizados, los primeros *Homo* muestran diferencias con todos los grupos excepto con *Homo erectus*.

MBAT-ROF usando los datos brutos, no hay diferencias significativas entre ningún grupo. Con los datos estandarizados, las diferencias significativas solo aparecen entre los primeros *Homo* y los neandertales, y entre los primeros *Homo* y el conjunto de *Homo sapiens*.

BPC-ROF presenta el mismo comportamiento que la -L- al ser variables métricas muy similares.

BW usando los datos brutos, solamente se dan diferencias significativas entre los dos extremos de la muestra (Primeros *Homo* -*Homo sapiens* modernos). Con los datos estandarizados en cambio, las diferencias se dan entre los primeros *Homo* y todos los demás grupos excepto *Homo erectus*.

FW usando los datos brutos, solamente se dan diferencias significativas entre los dos extremos de la muestra (Primeros *Homo* -*Homo sapiens* modernos). Con los datos estandarizados en cambio, las diferencias se dan entre los primeros *Homo* y todos los demás grupos excepto *Homo erectus*. También entre *Homo erectus* y *Homo sapiens* primitivos.

MW usando los datos brutos, no hay diferencias significativas entre ningún grupo. Con los datos estandarizados, las diferencias se dan entre los primeros *Homo* y todos los demás grupos excepto *Homo erectus*. También *Homo erectus* presenta diferencias con los neandertales y con el conjunto de *Homo sapiens*.

OW usando los datos brutos, no hay diferencias significativas entre ningún grupo. Con los datos estandarizados, las diferencias significativas solo aparecen entre los primeros *Homo* y los neandertales y primeros *Homo* y el conjunto de *Homo sapiens*.

Resumen:

Los datos estandarizados descubren las verdaderas diferencias en el desarrollo de las variables; diferencias que quedan enmascaradas en los datos brutos, debido al incremento de tamaño y variación en la forma debida a la alometría que se ha dado a lo largo del proceso evolutivo, y que permite diferenciar las distintas especies humanas.

De manera general observamos que los primeros *Homo* y el conjunto de *Homo erectus* presentan un patrón muy similar de desarrollo en todas las variables, ya que no presentan diferencias significativas en ninguna de ellas.

El grupo de *Homo heidelbergensis* se une a ese mismo patrón en variables como la cuerda frontal (FC), altura frontal (FH), el desplazamiento del polo occipital respecto del cerebelo (P) y la distancia entre los polos temporales (BAT-BAT).

En casi todas las demás variables los primeros *Homo* muestran patrones significativamente diferentes al resto de los grupos humanos, salvo la expansión parieto-temporal (EB-EAT), la proyección del lóbulo frontal en vista inferior (MBAT-ROF) y la anchura occipital (OW) que son variables donde solo muestran diferencias con los grupos humanos más modernos (*Homo neanderthalensis* y ambos grupos de *Homo sapiens*).

Si nos centramos en el linaje neandertal (*Homo heidelbergensis*, SH y *Homo neanderthalensis*), no observamos diferencias significativas entre ellos en ninguna variable por lo que parece que compartirían un patrón similar en el desarrollo de sus variables.

Entre los neandertales y los *Homo sapiens*, a pesar de existir una gran diferencia en la forma de su endocráneos, vemos que no hay diferencias significativas entre ellos en ninguna variable. Sus diferencias morfológicas son por tanto debidas a un patrón alométrico distinto (Bruner *et al.*, 2003).

Variable	Grupos	p		P stand	
L	Primeros <i>Homo-Homo erectus</i>	1,00		0,15	
L	Primeros <i>Homo -Homo heidelbergensis</i>	0,22		0,01	*
L	Primeros <i>Homo -SH</i>	0,20		0,00	*
L	Primeros <i>Homo -Homo neanderthalensis</i>	0,09		0,00	*
L	Primeros <i>Homo -Homo sapiens</i> primitivos	0,42		0,00	*
L	Primeros <i>Homo -Homo sapiens</i> modernos	0,01	*	0,00	*
L	<i>Homo erectus-Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
L	<i>Homo erectus -SH</i>	1,00		0,57	
L	<i>Homo erectus -Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,01	*
L	<i>Homo erectus -Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,00	*
L	<i>Homo erectus -Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,01	*
L	<i>Homo heidelbergensis-SH</i>	1,00		1,00	
L	<i>Homo heidelbergensis -Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,09	
L	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,02	*
L	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,20	
L	<i>SH -Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,42	
L	<i>SH -Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,08	
L	<i>SH -Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
L	<i>Homo neanderthalensis- Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
L	<i>Homo neanderthalensis -Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
L	<i>Homo sapiens</i> primitivos- <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,50	
H	Primeros <i>Homo-Homo erectus</i>	1,00		0,28	
H	Primeros <i>Homo -Homo heidelbergensis</i>	1,00		0,00	*
H	Primeros <i>Homo -SH</i>	0,01	*	0,01	*
H	Primeros <i>Homo -Homo neanderthalensis</i>	0,00	*	0,00	*
H	Primeros <i>Homo -Homo sapiens</i> primitivos	0,09		0,00	*
H	Primeros <i>Homo -Homo sapiens</i> modernos	0,00	*	0,00	*
H	<i>Homo erectus-Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
H	<i>Homo erectus -SH</i>	0,99		1,00	
H	<i>Homo erectus -Homo neanderthalensis</i>	0,04	*	1,00	
H	<i>Homo erectus -Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,08	
H	<i>Homo erectus -Homo sapiens</i> modernos	0,03	*	1,00	
H	<i>Homo heidelbergensis-SH</i>	0,99		1,00	
H	<i>Homo heidelbergensis -Homo neanderthalensis</i>	0,04	*	1,00	
H	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens</i>	1,00		1,00	

	primitivos				
H	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	0,03	*	1,00	
H	SH - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
H	SH - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,11	
H	SH - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
H	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
H	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
H	<i>Homo sapiens</i> primitivos- <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,10	
CH	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo erectus</i>	1,00		0,16	
CH	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	1,00		0,03	*
CH	Primeros <i>Homo</i> -SH	1,00		0,00	*
CH	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	0,20		0,00	*
CH	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,00	*
CH	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	0,00	*	0,00	*
CH	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
CH	<i>Homo erectus</i> -SH	1,00		1,00	
CH	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,14	
CH	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,01	*
CH	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	0,68		1,00	
CH	<i>Homo heidelbergensis</i> -SH	1,00		1,00	
CH	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,57	
CH	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,06	
CH	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
CH	SH - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
CH	SH - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,33	
CH	SH - <i>Homo sapiens</i> modernos	0,61		1,00	
CH	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
CH	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
CH	<i>Homo sapiens</i> primitivos- <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,05	
FC	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo erectus</i>	1,00		1,00	
FC	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	0,14		0,56	
FC	Primeros <i>Homo</i> -SH	0,56		0,00	*
FC	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	0,01	*	0,00	*

FC	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	0,45		0,00	*
FC	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	0,01	*	0,00	*
FC	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
FC	<i>Homo erectus</i> -SH	1,00		0,24	
FC	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,13	
FC	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,00	*
FC	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,01	*
FC	<i>Homo heidelbergensis</i> -SH	1,00		1,00	
FC	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,88	
FC	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,04	*
FC	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,18	
FC	SH - <i>Homo neanderthalensis</i>	0,75		1,00	
FC	SH - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,57	
FC	SH - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
FC	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
FC	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	0,98		1,00	
FC	<i>Homo sapiens</i> primitivos- <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
PC	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo erectus</i>	1,00		1,00	
PC	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
PC	Primeros <i>Homo</i> -SH	1,00		0,33	
PC	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,28	
PC	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	0,25		1,00	
PC	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	0,00	*	1,00	
PC	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
PC	<i>Homo erectus</i> -SH	1,00		1,00	
PC	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
PC	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
PC	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	0,20		1,00	
PC	<i>Homo heidelbergensis</i> -SH	1,00		1,00	
PC	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
PC	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
PC	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
PC	SH - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
PC	SH - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
PC	SH - <i>Homo sapiens</i> modernos	0,02	*	0,38	

PC	<i>Homo neanderthalensis- Homo sapiens primitivos</i>	1,00		1,00	
PC	<i>Homo neanderthalensis -Homo sapiens modernos</i>	1,00		0,41	
PC	<i>Homo sapiens primitivos-Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
FH	<i>Primeros Homo-Homo erectus</i>	1,00		1,00	
FH	<i>Primeros Homo -Homo heidelbergensis</i>	0,52		0,97	
FH	<i>Primeros Homo -SH</i>	0,31		0,03	*
FH	<i>Primeros Homo -Homo neanderthalensis</i>	0,08		0,01	*
FH	<i>Primeros Homo -Homo sapiens primitivos</i>	0,64		0,00	*
FH	<i>Primeros Homo -Homo sapiens modernos</i>	0,01	*	0,00	*
FH	<i>Homo erectus-Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
FH	<i>Homo erectus -SH</i>	1,00		1,00	
FH	<i>Homo erectus -Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,33	
FH	<i>Homo erectus -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		0,04	*
FH	<i>Homo erectus -Homo sapiens modernos</i>	1,00		0,40	
FH	<i>Homo heidelbergensis-SH</i>	1,00		1,00	
FH	<i>Homo heidelbergensis -Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
FH	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		0,19	
FH	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
FH	<i>SH -Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
FH	<i>SH -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		0,47	
FH	<i>SH -Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
FH	<i>Homo neanderthalensis- Homo sapiens primitivos</i>	1,00		1,00	
FH	<i>Homo neanderthalensis -Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
FH	<i>Homo sapiens primitivos-Homo sapiens modernos</i>	1,00		0,63	
Eb-ba	<i>Primeros Homo-Homo erectus</i>	1,00		0,44	
Eb-ba	<i>Primeros Homo -Homo heidelbergensis</i>	1,00		0,02	*
Eb-ba	<i>Primeros Homo -SH</i>	0,28		0,00	*
Eb-ba	<i>Primeros Homo -Homo neanderthalensis</i>	0,07		0,00	*
Eb-ba	<i>Primeros Homo -Homo sapiens primitivos</i>	0,59		0,00	*
Eb-ba	<i>Primeros Homo -Homo sapiens modernos</i>	0,00	*	0,00	*
Eb-ba	<i>Homo erectus-Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
Eb-ba	<i>Homo erectus -SH</i>	1,00		1,00	
Eb-ba	<i>Homo erectus -Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,31	
Eb-ba	<i>Homo erectus -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		0,05	

Eb-ba	<i>Homo erectus -Homo sapiens</i> modernos	0,26		1,00	
Eb-ba	<i>Homo heidelbergensis</i> -SH	1,00		1,00	
Eb-ba	<i>Homo heidelbergensis -Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
Eb-ba	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,75	
Eb-ba	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens</i> modernos	0,88		1,00	
Eb-ba	SH - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
Eb-ba	SH - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,32	
Eb-ba	SH - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
Eb-ba	<i>Homo neanderthalensis- Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
Eb-ba	<i>Homo neanderthalensis -Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
Eb-ba	<i>Homo sapiens</i> primitivos- <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,11	
Eb-cv	Primeros <i>Homo-Homo erectus</i>	1,00		0,52	
Eb-cv	Primeros <i>Homo -Homo heidelbergensis</i>	1,00		0,00	*
Eb-cv	Primeros <i>Homo -SH</i>	0,22		0,00	*
Eb-cv	Primeros <i>Homo -Homo neanderthalensis</i>	0,11		0,00	*
Eb-cv	Primeros <i>Homo -Homo sapiens</i> primitivos	0,25		0,00	*
Eb-cv	Primeros <i>Homo -Homo sapiens</i> modernos	0,00	*	0,00	*
Eb-cv	<i>Homo erectus-Homo heidelbergensis</i>	1,00		0,96	
Eb-cv	<i>Homo erectus -SH</i>	1,00		1,00	
Eb-cv	<i>Homo erectus -Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,08	
Eb-cv	<i>Homo erectus -Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,03	*
Eb-cv	<i>Homo erectus -Homo sapiens</i> modernos	0,17		1,00	
Eb-cv	<i>Homo heidelbergensis</i> -SH	1,00		1,00	
Eb-cv	<i>Homo heidelbergensis -Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
Eb-cv	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
Eb-cv	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens</i> modernos	0,04	*	1,00	
Eb-cv	SH - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,99	
Eb-cv	SH - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,39	
Eb-cv	SH - <i>Homo sapiens</i> modernos	0,34		1,00	
Eb-cv	<i>Homo neanderthalensis- Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
Eb-cv	<i>Homo neanderthalensis -Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,25	
Eb-cv	<i>Homo sapiens</i> primitivos- <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,07	

Eb-eat	Primeros <i>Homo-Homo erectus</i>	1,00		0,27	
Eb-eat	Primeros <i>Homo -Homo heidelbergensis</i>	1,00		0,05	
Eb-eat	Primeros <i>Homo -SH</i>	0,03	*	0,05	
Eb-eat	Primeros <i>Homo -Homo neanderthalensis</i>	0,04	*	0,00	*
Eb-eat	Primeros <i>Homo -Homo sapiens</i> primitivos	0,39		0,00	*
Eb-eat	Primeros <i>Homo -Homo sapiens</i> modernos	0,00	*	0,00	*
Eb-eat	<i>Homo erectus-Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
Eb-eat	<i>Homo erectus -SH</i>	0,93		1,00	
Eb-eat	<i>Homo erectus -Homo neanderthalensis</i>	0,65		1,00	
Eb-eat	<i>Homo erectus -Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,15	
Eb-eat	<i>Homo erectus -Homo sapiens</i> modernos	0,11		1,00	
Eb-eat	<i>Homo heidelbergensis-SH</i>	1,00		1,00	
Eb-eat	<i>Homo heidelbergensis -Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
Eb-eat	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,57	
Eb-eat	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
Eb-eat	<i>SH -Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,61	
Eb-eat	<i>SH -Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,06	
Eb-eat	<i>SH -Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
Eb-eat	<i>Homo neanderthalensis- Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
Eb-eat	<i>Homo neanderthalensis -Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
Eb-eat	<i>Homo sapiens</i> primitivos- <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,11	
P	Primeros <i>Homo-Homo erectus</i>	1,00		1,00	
P	Primeros <i>Homo -Homo heidelbergensis</i>	0,48		0,74	
P	Primeros <i>Homo -SH</i>	0,12		0,04	*
P	Primeros <i>Homo -Homo neanderthalensis</i>	0,01	*	0,02	*
P	Primeros <i>Homo -Homo sapiens</i> primitivos	0,01	*	0,01	*
P	Primeros <i>Homo -Homo sapiens</i> modernos	0,00	*	0,00	*
P	<i>Homo erectus-Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
P	<i>Homo erectus -SH</i>	1,00		1,00	
P	<i>Homo erectus -Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,32	
P	<i>Homo erectus -Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,21	
P	<i>Homo erectus -Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,16	
P	<i>Homo heidelbergensis-SH</i>	1,00		1,00	
P	<i>Homo heidelbergensis -Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
P	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
P	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens</i>	1,00		1,00	

	modernos				
P	SH - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
P	SH - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
P	SH - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
P	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
P	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
P	<i>Homo sapiens</i> primitivos- <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
Bat-bat	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo erectus</i>	1,00		0,31	
Bat-bat	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	1,00		0,17	
Bat-bat	Primeros <i>Homo</i> -SH	1,00		0,00	*
Bat-bat	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,00	*
Bat-bat	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,00	*
Bat-bat	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	0,70		0,00	*
Bat-bat	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
Bat-bat	<i>Homo erectus</i> -SH	1,00		1,00	
Bat-bat	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,34	
Bat-bat	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,21	
Bat-bat	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
Bat-bat	<i>Homo heidelbergensis</i> -SH	1,00		1,00	
Bat-bat	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,55	
Bat-bat	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,34	
Bat-bat	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
Bat-bat	SH - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
Bat-bat	SH - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
Bat-bat	SH - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
Bat-bat	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
Bat-bat	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
Bat-bat	<i>Homo sapiens</i> primitivos- <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
Mat-mat	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo erectus</i>	1,00		0,72	
Mat-mat	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	1,00		0,01	*
Mat-mat	Primeros <i>Homo</i> -SH	1,00		0,00	*
Mat-mat	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	0,80		0,00	*
Mat-mat	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,00	*
Mat-mat	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	0,10		0,00	*

Mat-mat	<i>Homo erectus-Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
Mat-mat	<i>Homo erectus -SH</i>	1,00		1,00	
Mat-mat	<i>Homo erectus -Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,81	
Mat-mat	<i>Homo erectus -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		0,15	
Mat-mat	<i>Homo erectus -Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
Mat-mat	<i>Homo heidelbergensis-SH</i>	1,00		1,00	
Mat-mat	<i>Homo heidelbergensis -Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
Mat-mat	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		1,00	
Mat-mat	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
Mat-mat	<i>SH -Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
Mat-mat	<i>SH -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		1,00	
Mat-mat	<i>SH -Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
Mat-mat	<i>Homo neanderthalensis- Homo sapiens primitivos</i>	1,00		1,00	
Mat-mat	<i>Homo neanderthalensis -Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
Mat-mat	<i>Homo sapiens primitivos-Homo sapiens modernos</i>	1,00		0,70	
Mbat-rof	Primeros <i>Homo-Homo erectus</i>	1,00		1,00	
Mbat-rof	Primeros <i>Homo -Homo heidelbergensis</i>	1,00		0,36	
Mbat-rof	Primeros <i>Homo -SH</i>	0,61		1,00	
Mbat-rof	Primeros <i>Homo -Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,04	*
Mbat-rof	Primeros <i>Homo -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		0,02	*
Mbat-rof	Primeros <i>Homo -Homo sapiens modernos</i>	0,71		0,00	*
Mbat-rof	<i>Homo erectus-Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
Mbat-rof	<i>Homo erectus -SH</i>	1,00		1,00	
Mbat-rof	<i>Homo erectus -Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
Mbat-rof	<i>Homo erectus -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		1,00	
Mbat-rof	<i>Homo erectus -Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
Mbat-rof	<i>Homo heidelbergensis-SH</i>	1,00		1,00	
Mbat-rof	<i>Homo heidelbergensis -Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
Mbat-rof	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		1,00	
Mbat-rof	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
Mbat-rof	<i>SH -Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
Mbat-rof	<i>SH -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		0,91	
Mbat-rof	<i>SH -Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
Mbat-rof	<i>Homo neanderthalensis- Homo sapiens primitivos</i>	1,00		1,00	

Mbat-rof	<i>Homo neanderthalensis -Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
Mbat-rof	<i>Homo sapiens primitivos-Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
Bpc-rof	Primeros <i>Homo-Homo erectus</i>	1,00		0,23	
Bpc-rof	Primeros <i>Homo -Homo heidelbergensis</i>	0,20		0,02	*
Bpc-rof	Primeros <i>Homo -SH</i>	0,21		0,00	*
Bpc-rof	Primeros <i>Homo -Homo neanderthalensis</i>	0,07		0,00	*
Bpc-rof	Primeros <i>Homo -Homo sapiens primitivos</i>	0,39		0,00	*
Bpc-rof	Primeros <i>Homo -Homo sapiens modernos</i>	0,01	*	0,00	*
Bpc-rof	<i>Homo erectus-Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
Bpc-rof	<i>Homo erectus -SH</i>	1,00		0,70	
Bpc-rof	<i>Homo erectus -Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,02	*
Bpc-rof	<i>Homo erectus -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		0,00	*
Bpc-rof	<i>Homo erectus -Homo sapiens modernos</i>	1,00		0,01	*
Bpc-rof	<i>Homo heidelbergensis-SH</i>	1,00		1,00	
Bpc-rof	<i>Homo heidelbergensis -Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,17	
Bpc-rof	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		0,04	*
Bpc-rof	<i>Homo heidelbergensis -Homo sapiens modernos</i>	1,00		0,31	
Bpc-rof	<i>SH -Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,75	
Bpc-rof	<i>SH -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		0,14	
Bpc-rof	<i>SH -Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
Bpc-rof	<i>Homo neanderthalensis- Homo sapiens primitivos</i>	1,00		1,00	
Bpc-rof	<i>Homo neanderthalensis -Homo sapiens modernos</i>	1,00		1,00	
Bpc-rof	<i>Homo sapiens primitivos-Homo sapiens modernos</i>	1,00		0,67	
BW	Primeros <i>Homo-Homo erectus</i>	1,00		0,75	
BW	Primeros <i>Homo -Homo heidelbergensis</i>	1,00		0,01	*
BW	Primeros <i>Homo -SH</i>	1,00		0,00	*
BW	Primeros <i>Homo -Homo neanderthalensis</i>	0,23		0,00	*
BW	Primeros <i>Homo -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		0,00	*
BW	Primeros <i>Homo -Homo sapiens modernos</i>	0,04	*	0,00	*
BW	<i>Homo erectus-Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
BW	<i>Homo erectus -SH</i>	1,00		0,70	
BW	<i>Homo erectus -Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,36	
BW	<i>Homo erectus -Homo sapiens primitivos</i>	1,00		0,05	
BW	<i>Homo erectus -Homo sapiens modernos</i>	1,00		0,38	
BW	<i>Homo heidelbergensis-SH</i>	1,00		1,00	

BW	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
BW	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
BW	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
BW	SH - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
BW	SH - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
BW	SH - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
BW	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
BW	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
BW	<i>Homo sapiens</i> primitivos- <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,92	
FW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo erectus</i>	1,00		0,15	
FW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	1,00		0,00	*
FW	Primeros <i>Homo</i> -SH	1,00		0,00	*
FW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	0,06		0,00	*
FW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	0,40		0,00	*
FW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	0,01	*	0,00	*
FW	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
FW	<i>Homo erectus</i> -SH	1,00		1,00	
FW	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,21	
FW	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,04	*
FW	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,36	
FW	<i>Homo heidelbergensis</i> -SH	1,00		1,00	
FW	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
FW	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
FW	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
FW	SH - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
FW	SH - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
FW	SH - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
FW	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
FW	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
FW	<i>Homo sapiens</i> primitivos- <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,60	
MW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo erectus</i>	1,00		0,16	

MW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	1,00		0,00	*
MW	Primeros <i>Homo</i> -SH	0,72		0,00	*
MW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,00	*
MW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	0,45		0,00	*
MW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	0,41		0,00	*
MW	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
MW	<i>Homo erectus</i> -SH	1,00		1,00	
MW	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,01	*
MW	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,02	*
MW	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,01	*
MW	<i>Homo heidelbergensis</i> -SH	1,00		1,00	
MW	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,57	
MW	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
MW	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
MW	SH - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,21	
MW	SH - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,41	
MW	SH - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,35	
MW	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
MW	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
MW	<i>Homo sapiens</i> primitivos- <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
OW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo erectus</i>	1,00		1,00	
OW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	1,00		0,37	
OW	Primeros <i>Homo</i> -SH	0,15		1,00	
OW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,00	*
OW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,01	*
OW	Primeros <i>Homo</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,00	*
OW	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	1,00		1,00	
OW	<i>Homo erectus</i> -SH	1,00		1,00	
OW	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,42	
OW	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,44	
OW	<i>Homo erectus</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,38	
OW	<i>Homo heidelbergensis</i> -SH	1,00		1,00	
OW	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		1,00	
OW	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
OW	<i>Homo heidelbergensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	

OW	SH - <i>Homo neanderthalensis</i>	1,00		0,20	
OW	SH - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		0,21	
OW	SH - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		0,05	
OW	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> primitivos	1,00		1,00	
OW	<i>Homo neanderthalensis</i> - <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
OW	<i>Homo sapiens</i> primitivos- <i>Homo sapiens</i> modernos	1,00		1,00	
Tabla 5. 7. Resultados del test de Bonferroni. * valores significativos al nivel p 0.05					

5.1.4.2.4. Matriz de correlación

La tabla 5.8. muestra la matriz de correlación con toda la muestra de fósiles considerada excepto el conjunto de humanos actuales, . Lo que observamos en los resultados de esta tabla es que hay sobre todo dos variables que muestran mayor independencia del resto y son la cuerda parietal (PC) y la expansión del frontal en la parte inferior del cerebro (mbat-rof). Serían las variables que, o han variado o se han mantenido más estables, pero independientemente de si lo han hecho las demás. El resto de las variables muestran correlaciones muy elevadas y significativas con el resto, lo que denota una gran dependencia entre ellas en el desarrollo del cerebro a lo largo de la evolución humana.

La Tabla 5.9. muestra los resultados de la matriz de correlación para una serie de variables seleccionadas porque cuentan con un mayor número de casos válidos para el análisis. Estas variables son L, H, FC, PC, eb-cv, eb-eat, FW, MW, y OW,

En este caso volvemos a obtener valores muy elevados y significativos en su mayoría, es decir, que existe una alta dependencia entre todas las variables que forman parte de la matriz. Igual que en el caso anterior tenemos excepciones, y en este caso no se mantiene en la matriz la variable mbat-rof pero sí la cuerda parietal (PC) que es la que sigue mostrando los valores más bajos de correlación con las demás variables, y en algunos casos son resultados no significativos.

La Tabla 5.10. muestra los resultados de una nueva matriz de correlación. Se han utilizado las variables seleccionadas presentes en un mayor número de casos, pero además se han seleccionado los individuos del Pleistoceno medio, Superior y Holoceno ya que también queremos centrar el estudio en los grupos humanos más próximos al conjunto de La Sima de los Huesos. En este caso la matriz cuenta con un total de N= 27 individuos.

Al haber centrado el estudio en grupos humanos más próximos cronológica y filogenéticamente, se dan diferencias con respecto al análisis anterior donde contábamos con individuos más primitivos, y que aún no habían dado el “salto” de alcanzar los 1000 cc en su volumen endocraneal.

En este caso ya vemos tres variables que muestran mayor independencia del resto. Estas son la cuerda parietal (PC), la cuerda frontal (FC) y la anchura occipital (OW).

Puesto que el tamaño afecta directa y absolutamente de manera general sobre el conjunto de las variables métricas del endocráneo, queremos comprobar qué nivel de correlación existe entre cada variable con el volumen, pudiendo analizar así su nivel de dependencia respecto del tamaño. De la misma forma que en las matrices anteriores, se han calculado los valores de correlación con toda la muestra primero (ver tabla 5.11) y con la selección de individuos del Pleistoceno medio, Superior y Holoceno (volúmenes superiores a 1000cc) después (ver tabla 5.12). Así podemos comprobar cómo usando toda la muestra, los niveles de correlación del volumen con todas las variables son significativos y con valores muy elevados en su conjunto y eliminando los individuos más primitivos, que introducen valores muy bajos de volumen endocraneal y por tanto aumentan mucho el rango inferior, se van a destacar tres variables por no tener apenas correlación con el volumen: la cuerda parietal (PC), la expansión del frontal en la parte inferior del endocráneo (mbat-rof) y la anchura occipital (OW).

Vistos los resultados obtenidos, podemos decir que el desarrollo del frontal (visto en dos variables que son la cuerda frontal y la expansión del lóbulo en la parte inferior), la cuerda parietal y la anchura occipital son las variables con menor dependencia del resto, incluido el volumen, a lo largo de todo el proceso evolutivo del género *Homo*, sobre todo a partir del Pleistoceno medio.

	L	H	CH	FC	PC	FH	eb-ba	eb-cv	eb-eat	P	bat-bat	mat-mat	mbat-rof	bpc-rof	BW	FW	MW	OW
L																		
H	0,71																	
CH	0,87	0,86																
FC	0,81	0,62	0,77															
PC	0,47	0,66	0,71	0,18														
FH	0,85	0,72	0,81	0,92	0,28													
eb-ba	0,77	0,93	0,92	0,58	0,77	0,73												
eb-cv	0,68	0,92	0,83	0,44	0,85	0,53	0,91											
eb-eat	0,84	0,92	0,89	0,57	0,70	0,69	0,93	0,92										
P	0,86	0,76	0,81	0,86	0,45	0,90	0,73	0,67	0,74									
bat-bat	0,95	0,55	0,75	0,70	0,34	0,80	0,65	0,50	0,73	0,80								
mat-mat	0,68	0,90	0,77	0,68	0,52	0,70	0,77	0,82	0,79	0,83	0,53							
mbat-rof	0,51	0,81	0,63	0,24	0,68	0,34	0,75	0,87	0,85	0,40	0,33	0,57						
bpc-rof	0,99	0,73	0,88	0,84	0,48	0,88	0,78	0,69	0,84	0,87	0,92	0,70	0,52					
BW	0,88	0,77	0,81	0,80	0,47	0,76	0,72	0,72	0,77	0,89	0,77	0,84	0,47	0,88				
FW	0,81	0,92	0,89	0,74	0,66	0,77	0,88	0,88	0,88	0,88	0,67	0,94	0,63	0,83	0,92			
MW	0,83	0,63	0,66	0,74	0,26	0,80	0,62	0,56	0,69	0,89	0,83	0,71	0,35	0,81	0,80	0,76		
OW	0,76	0,58	0,53	0,58	0,09	0,74	0,58	0,48	0,70	0,67	0,76	0,50	0,48	0,74	0,58	0,56	0,85	

Tabla 5.8. Matriz de Correlación con todas las variables del estudio. Los datos marcados en negrita son los únicos que no tienen una alta correlación significativa a un nivel $p < 0,01$. Todos los demás son altas correlaciones significativas a ese nivel de probabilidad.

El número de individuos que se mantiene en el estudio es de $N=12$ debido a la cantidad de datos perdidos entre las diferentes variables.

	L	H	FC	PC	eb-cv	eb-eat	FW	MW	OW
L									
H	0,84								
FC	0,82	0,81							
PC	0,48	0,50	0,21						
eb-cv	0,84	0,94	0,71	0,66					
eb-eat	0,85	0,90	0,67	0,65	0,94				
FW	0,89	0,85	0,78	0,52	0,85	0,80			
MW	0,86	0,79	0,71	0,37	0,76	0,79	0,84		
OW	0,78	0,71	0,66	0,28	0,67	0,71	0,75	0,87	

Tabla 5.9. Matriz de Correlación con las variables seleccionadas que presentan un mayor número de casos en toda la muestra. Los datos marcados en rojo son los que tienen una alta correlación significativa a un nivel $p < 0,01$. En este caso el número de individuos asciende a $N=38$.

	L	H	FC	PC	eb-cv	eb-eat	FW	MW	OW
L									
H	0,61								
FC	0,71	0,64							
PC	-0,09	0,11	-0,32						
eb-cv	0,53	0,88	0,43	0,40					
eb-eat	0,57	0,84	0,36	0,32	0,85				
FW	0,79	0,67	0,59	0,19	0,71	0,62			
MW	0,66	0,56	0,47	-0,13	0,49	0,64	0,64		
OW	0,46	0,40	0,38	-0,30	0,34	0,45	0,46	0,67	

Tabla 5.10. Matriz de Correlación con las variables seleccionadas para el conjunto de individuos del Pleistoceno medio, Superior y Holoceno. Los datos marcados en rojo son los que tienen una alta correlación significativa a un nivel $p < 0,01$. En este caso el número de individuos asciende a $N=27$.

Variable	Volumen	N
L	0.89	57
H	0.88	47
CH	0.88	38
FC	0.80	55
PC	0.50	57
FH	0.83	22
EB-BA	0.83	23
EB-CV	0.87	48
EB-EAT	0.84	53
P	0.78	49
BAT	0.62	30
MAT	0.85	20
MBAT-ROF	0.60	19
BPC-ROF	0.89	51
BW	0.89	49
FW	0.86	55
MW	0.81	60
OW	0.66	59

Tabla 5.11. Correlación de las variables con el volumen utilizando toda la muestra. Todos los resultados son significativos a una $p < 0.01$.

Variable	Volumen	N
L	0.75	44
H	0.73	35
CH	0.75	29
FC	0.61	42
PC	0.21	44
FH	0.71	18
EB-BA	0.51	18
EB-CV	0.75	36
EB-EAT	0.68	40
P	0.49	37
BAT	0.48	26
MAT	0.76	16
MBAT-ROF	-0.02	15
BPC-ROF	0.72	38
BW	0.80	38
FW	0.74	43
MW	0.60	47
OW	0.28	46

Tabla 5.12. Correlación de las variables con el volumen utilizando los individuos del Pleistoceno medio, Superior y Holoceno. Valores marcados son significativos a una $p < 0.01$

5.1.4.2.5. Análisis de los componentes principales

5.1.4.2.5.1. Registro fósil y actual del género *Homo* I

Como vemos en la tabla 5.13. los tres primeros factores son suficientes para explicar el 92% de la varianza total de la muestra. Un factor más sólo incluye un 2.75% de la varianza, así que analizaremos los componentes principales de los tres primeros factores.

	Valor propio	% de la varianza total explicada	Valor propio acumulado	% acumulado de la varianza total explicada
1	6,90	76,66	6,90	76,66
2	0,98	10,93	7,88	87,59
3	0,44	4,88	8,32	92,47
4	0,25	2,76	8,57	95,22
5	0,14	1,51	8,71	96,73
6	0,13	1,45	8,84	98,19
7	0,09	1,02	8,93	99,20
8	0,04	0,42	8,97	99,62
9	0,03	0,38	9,00	100,00

Tabla 5.13. Valores propios (eigenvalues), varianza explicada acumulada y porcentaje acumulado de la varianza de los nueve factores o componentes principales.

En la Tabla 5.14. se puede ver la carga de las nueve variables en los tres primeros Factores con la matriz de datos sin modificar. Como vemos, en el Factor 1 cargan casi todas las variables con valores muy elevados y signo negativo. La única variable que se destaca por cargar con valores elevados en el Factor 2 es la cuerda parietal (PC) que es justamente la única variable que cargaba con un valor menor en el Factor 1. En el Factor 3 no destaca ninguna variable.

	Factor - 1	Factor - 2	Factor - 3
L	-0,95	-0,09	0,01
H	-0,94	0,02	0,20
FC	-0,82	-0,35	0,37
PC	-0,57	0,78	-0,10
eb-cv	-0,94	0,23	0,11
eb-eat	-0,93	0,21	0,00
FW	-0,93	-0,04	0,02
MW	-0,90	-0,22	-0,27
OW	-0,83	-0,31	-0,40

Tabla 5.14. Correlaciones de cada componente principal con cada variable en la matriz de datos sin rotar. Los valores destacados son >0,700000

Puesto que los resultados en el Factor 1 no quedan muy claros, se realiza una rotación *Varimax raw* que minimiza la variabilidad de los coeficientes para cada Factor. Los resultados quedan reflejados en la tabla 5.15.

	Factor - 1	Factor - 2	Factor - 3
L	0,60	0,35	0,65
H	0,42	0,43	0,75
FC	0,38	0,04	0,89
PC	0,11	0,96	0,09
eb-cv	0,40	0,62	0,63
eb-eat	0,48	0,61	0,55
FW	0,57	0,39	0,63
MW	0,82	0,25	0,45
OW	0,90	0,15	0,33

Tabla 5.15. Correlaciones de cada componente principal con cada variable en la matriz de datos rotada (rotación *Varimax Raw*). Los valores destacados son >0,700000

Los resultados obtenidos con la rotación de los ejes nos indican que las anchuras de la región posterior del endocráneo (máxima MW y occipital OW) son las que tienen una mayor carga en el Factor 1 y discriminarán a los individuos por tamaño.

En el Factor 2 vuelve a tener protagonismo la cuerda parietal PC, y en el Factor 3 destacan dos variables que se relacionan con la expansión del frontal y el desarrollo supero-inferior de la región posterior del endocráneo (la altura de la región posterior del endocráneo). Todas las variables se correlacionan positivamente en los componentes principales y además están relacionadas con las variables que ha resultado ser más independientes en la matriz de correlación vista con anterioridad.

Analizaremos tres gráficas (figuras 5.5, 5.6 y 5.7) en las que se van a combinar los resultados de los tres primeros factores, que explican un total del 92,47% de la varianza.

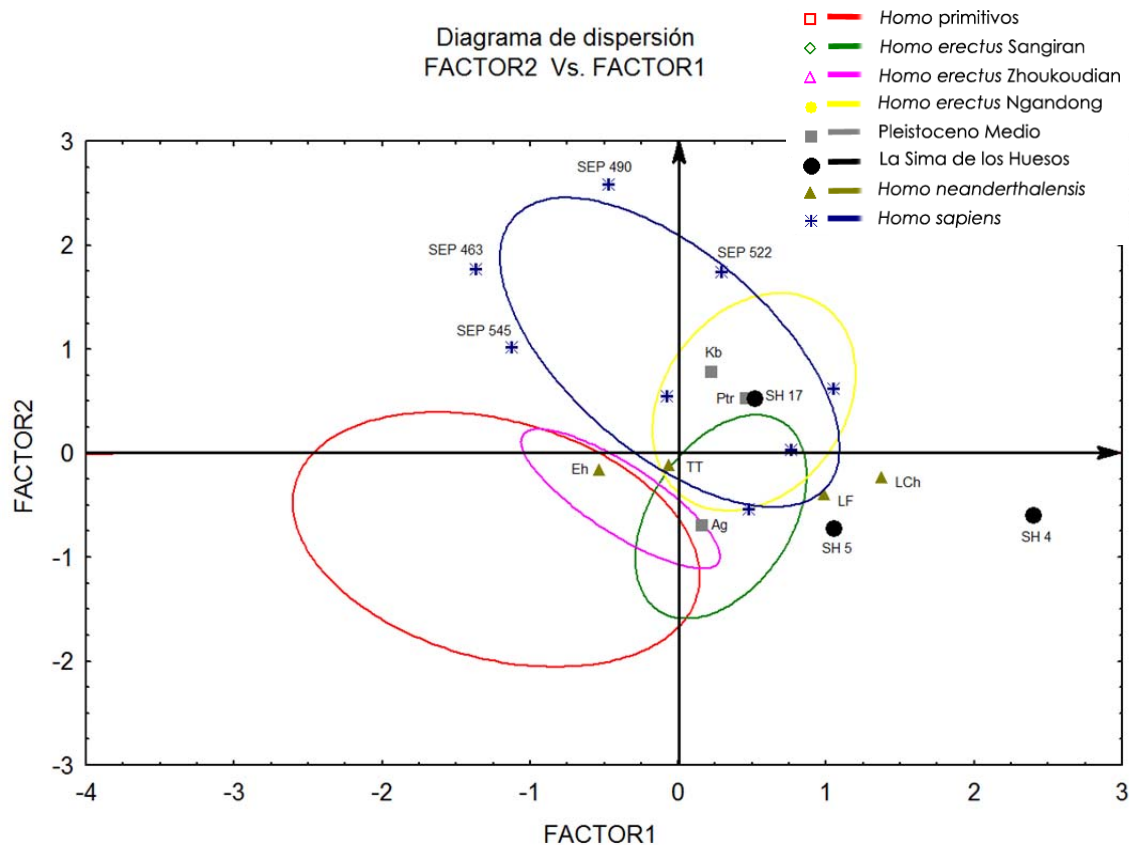


Figura 5.5. Diagrama de dispersión del factor 1 versus factor 2. Análisis del conjunto de datos del fósil y actual del género *Homo I*.

Elipse: Rango de valores. Probabilidad del 95%.

Factor 1 Vs. Factor 2.

Factor 1 explica un 76,66% de la varianza total. En la figura 5.5. vemos que en hay una clara separación del conjunto formado por Pleistoceno medio, Sima de los Huesos y los neandertales de mayor tamaño junto con los *Homo erectus* de Indonesia (Sangirán y Ngandong) que se sitúan en la zona de la gráfica que representa mayores anchuras de la región posterior del endocráneo frente a los *Homo* primitivos y los *Homo erectus* de Zhoukoudian que son más estrechos.

El conjunto de *Homo sapiens* abarca ambas características (más ancho y menos ancho), pero son los más modernos los que se sitúan en la parte de endocráneos más estrechos y los más primitivos en la zona de endocráneos anchos.

Cuando observamos la dispersión debida al factor 2, que explica un 10,93% de la varianza, casi la totalidad del conjunto de *Homo sapiens* se sitúa en la parte positiva, representando así una mayor cuerda parietal. También se sitúan en esta parte de los ejes la mayor parte del conjunto de Ngandong, Petralona y Kabwe (como representantes del Pleistoceno medio) y SH 17 (del conjunto de La Sima de los Huesos), situándose bastante alejados de otros representantes de sus mismos conjuntos.

Resumiendo, en un mismo cuadrante tenemos a neandertales y La Sima de los Huesos, con anchuras posteriores elevadas y cuerdas parietales pequeñas. También el conjunto de *Homo erectus* de Sangirán.

En otro cuadrante se disponen los *Homo* primitivos y el conjunto de *Homo erectus* de Zhoukoudian, que comparten ser estrechos y tener cuerda parietal pequeña. Se incluye aquí el neandertal Ehringsdorf. que dentro del conjunto de los neandertales es uno de los de menor tamaño endocraneal.

Por otro lado quedan también agrupados los *Homo sapiens* más primitivos junto a los *Homo erectus* de Ngandong, con endocráneos anchos y con cuerda parietal grande. Se incluye en este cuadrante también SEP 522, que es uno de los endocráneos más grandes de su conjunto. Ngandong sería el siguiente paso evolutivo a Sangirán, manteniendo endocráneos anchos, y aumentando la cuerda parietal.

Para terminar, destacamos a los *Homo sapiens* más modernos del conjunto de Sepúlveda, que tienen endocráneos estrechos pero con una grandísima cuerda parietal, lo que estaría indicando que desde los *Homo sapiens* más primitivos, se mantiene el aumento de la cuerda parietal pero los endocráneos se estrechan.

Nótese la gran diferencia entre los individuos SH 4 y 5 con los individuos de Sepúlveda, con los que comparten volúmenes endocraneales similares, pero que se disponen en cuadrantes opuestos. Son por tanto rasgos que definen a los *Homo sapiens* más modernos y que son independientes del volumen endocraneal.

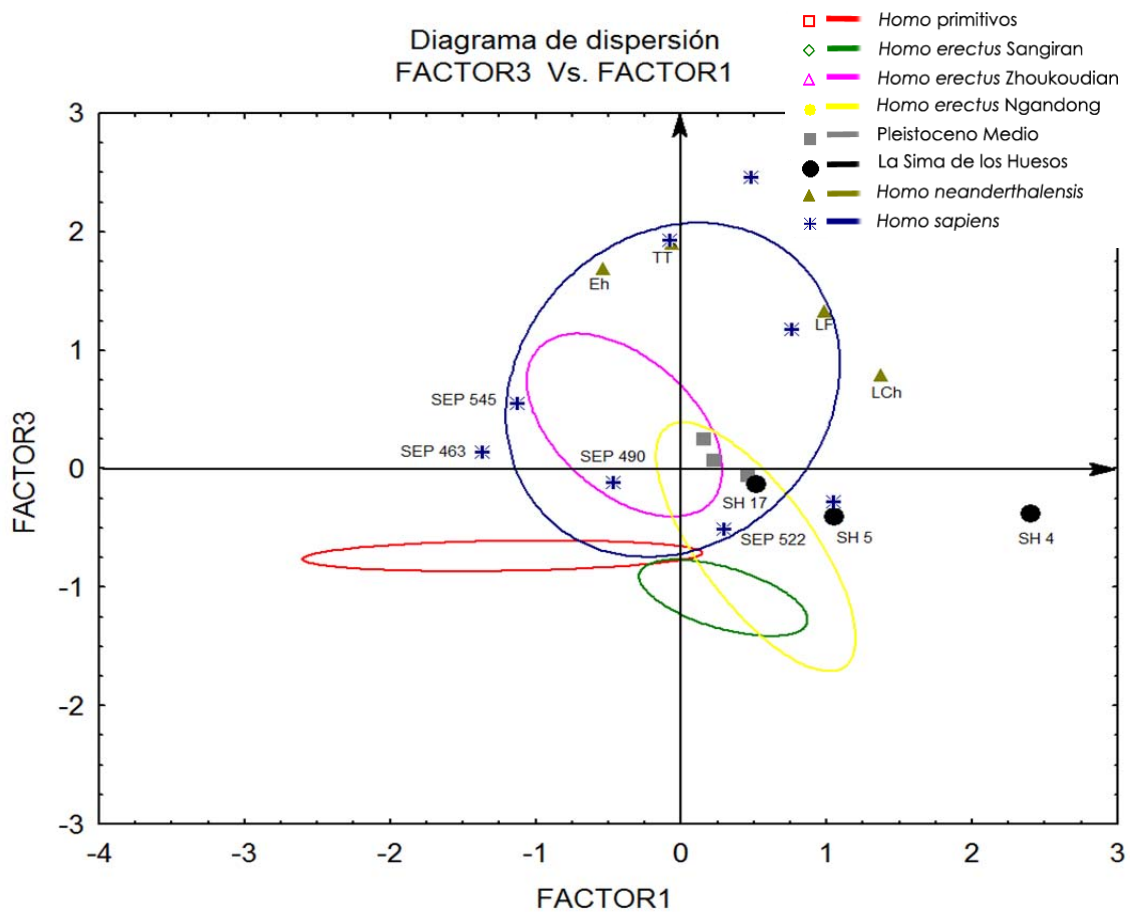


Figura 5.6. Diagrama de dispersión del factor 1 versus factor 3. Análisis del conjunto de datos del fósil y actual del género *Homo I.*

Elipse: Rango de valores. Probabilidad del 95%.

Factor 1 Vs. Factor 3.

Factor 1 explica un 76,66% de la varianza y separa a los individuos por su anchura posterior. En la figura 5.6., igual que en la gráfica anterior, neandertales de mayor tamaño, La Sima de los Huesos, Pleistoceno medio, los *Homo erectus* de Indonesia (Sangirán y Ngandong) y una gran parte de los *Homo sapiens* primitivos se sitúan en la zona que indica endocráneos anchos. En cambio el grupo de *Homo* primitivos, *Homo erectus* de Zhoukoudian los neandertales pequeños y los *Homo sapiens* más modernos tienen endocráneos estrechos.

El factor 3 con un 4,88% de la varianza, representa sobre todo el desarrollo de la cuerda frontal y en segundo término la altura de la región posterior del endocráneo.

En este caso, los grupos de *Homo* primitivos, los *Homo erectus* indonesios y La Sima de los Huesos muestran claras cuerdas frontales pequeñas, a diferencia de los neandertales y los *Homo sapiens* primitivos que se sitúan con cuerdas frontales bien desarrolladas. También los *Homo erectus* de Zhoukoudian.

En cambio los humanos más modernos y los representantes del Pleistoceno medio, se sitúan muy próximos al eje, con representantes en ambos lados indicando cierta variabilidad en este rasgo. Los *Homo sapiens* modernos de mayor tamaño, son los que muestran una cuerda frontal ligeramente menor.

Resumiendo, el conjunto de La Sima de los Huesos, junto con los *Homo erectus* indonesios, muestran endocráneos anchos con una cuerda frontal pequeña. Al contrario que los neandertales y humanos anatómicamente modernos, que son endocráneos anchos pero con una cuerda frontal muy grande.

Cuerda frontal grande pero con endocráneos más estrechos son el conjunto de *Homo erectus* de Zhoukoudian, los neandertales pequeños y los *Homo sapiens* modernos de menor tamaño también. Finalmente, endocráneos estrechos con cuerdas frontales reducidas son dos rasgos que caracterizan a los humanos más primitivos del conjunto.

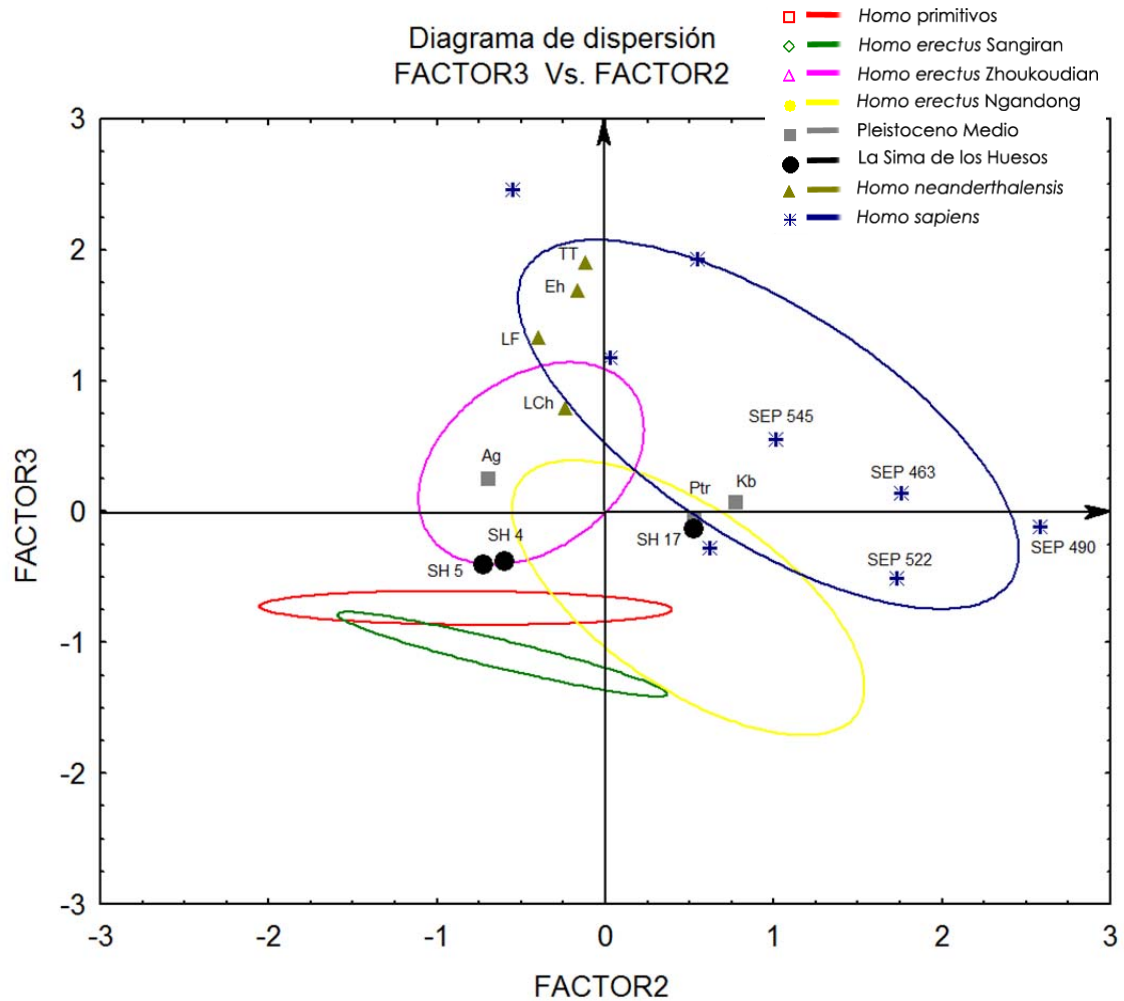


Figura 5.7. Diagrama de dispersión del factor 2 versus factor 3. Análisis del conjunto de datos del fósil y actual del género *Homo I.*

Elipse: Rango de valores. Probabilidad del 95%.

Factor 2 Vs. Factor 3

Finalmente observamos la dispersión del conjunto cuando enfrentamos los factores 2 y 3 que explican el 10,93% y el 4,88% de la varianza respectivamente.

En la figura 5.7. vemos que el factor 2 separa a los individuos por el desarrollo de su cuerda parietal.

Cuerdas parietales grandes aparecen en los *Homo sapiens* más modernos, , en el conjunto de *Homo erectus* de Ngandong en representantes del Pleistoceno medio y en SH 17.

En cambio cuerdas parietales pequeñas se observan en los otros dos individuos de La Sima de los Huesos, en los *Homo* primitivos, en los *Homo erectus* de Sangirán y Zhoukoudian y en los neandertales.

El factor 3 que se relaciona con el desarrollo de la cuerda frontal muestra grandes cuerdas frontales para los grupos de los neandertales, los *Homo sapiens* primitivos, los *Homo sapiens* modernos de menor tamaño, los representantes del Pleistoceno medio y los *Homo erectus* de Zhoukoudian.

Por el contrario cuerdas frontales pequeñas quedan representadas en los *Homo erectus* indonesios, en los *Homo* primitivos y en La Sima de los Huesos.

Resumiendo, con cuerdas parietales y frontales pequeñas están los individuos de La Sima de los Huesos, los *Homo* primitivos y los *Homo erectus* de Sangirán. Cuerda parietal pequeña pero con cuerda frontal grande los neandertales y los *Homo erectus* de Zhoukoudian. Cuerda parietal grande y cuerda frontal grande los *Homo sapiens* modernos de tamaño pequeño y los *Homo sapiens* primitivos. Cuerda parietal grande y cuerda frontal pequeña, los *Homo sapiens* modernos de tamaño grande y SH 17.

Los representantes del Pleistoceno medio, se sitúan muy próximos a este eje. Con cuerda parietal grande pero una cuerda frontal que no destaca en Petralona y Kabwe, pero justo lo contrario se da en Aragón.

5.1.4.2.5.2. Registro fósil y actual del género *Homo* II

Igual que como vimos en la tabla 5.13., analizaremos los componentes principales de los tres primeros factores representados en la tabla 5.16.

	Valor propio	% de la varianza total explicada	Valor propio acumulado	% acumulado de la varianza total explicada
1	6,66	74,02	6,66	74,02
2	1,02	11,31	7,68	85,33
3	0,58	6,46	8,26	91,79
4	0,23	2,61	8,50	94,40
5	0,17	1,90	8,67	96,29
6	0,16	1,81	8,83	98,10
7	0,10	1,06	8,92	99,17
8	0,05	0,51	8,97	99,68
9	0,03	0,32	9,00	100,00

Tabla 5.16. Valores propios (Valor propios), varianza explicada acumulada y porcentaje de la varianza de los nueve Factores.

De la misma forma que hicimos en el punto anterior, vamos a centrar el análisis en los tres primeros factores, que explican el 91,79% de la varianza total. Añadir un factor más solo introduce un 2,61% más de varianza. Se han calculado los componentes principales directamente con los ejes rotados (rotación Varimax Raw). Los resultados pueden verse en la tabla 5.17.

	Factor – 1	Factor - 2	Factor - 3
L	0,51	0,34	0,68
H	0,37	0,59	0,67
FC	0,25	0,17	0,93
PC	0,09	0,96	0,09
eb-cv	0,34	0,74	0,54
eb-eat	0,40	0,69	0,53
FW	0,57	0,47	0,57
MW	0,79	0,27	0,46
OW	0,94	0,14	0,20

Tabla 5.17. Correlaciones de cada componente principal con cada variable en la matriz de datos rotada (rotación *Varimax Raw*). Los valores destacados son >0,700000

Las variables que más importancia tienen en el factor 1 son de nuevo, al igual que en el estudio anterior, las anchuras de la región posterior del cerebro.

El factor 2 vuelve a considerar la cuerda parietal con una alta correlación y añade también la variable eb-cv, que representa la expansión del cerebro en la región posterior, asumiendo el desarrollo de las regiones parietal-temporal y cerebelar. Como vemos, la expansión cerebelar adquiere gran importancia entre las variables al haber incluido un conjunto de humanos actuales, que como dijimos antes, son quienes han sufrido este proceso.

Por último la cuerda frontal vuelve también a ser la variable con más correlación en el factor 3.

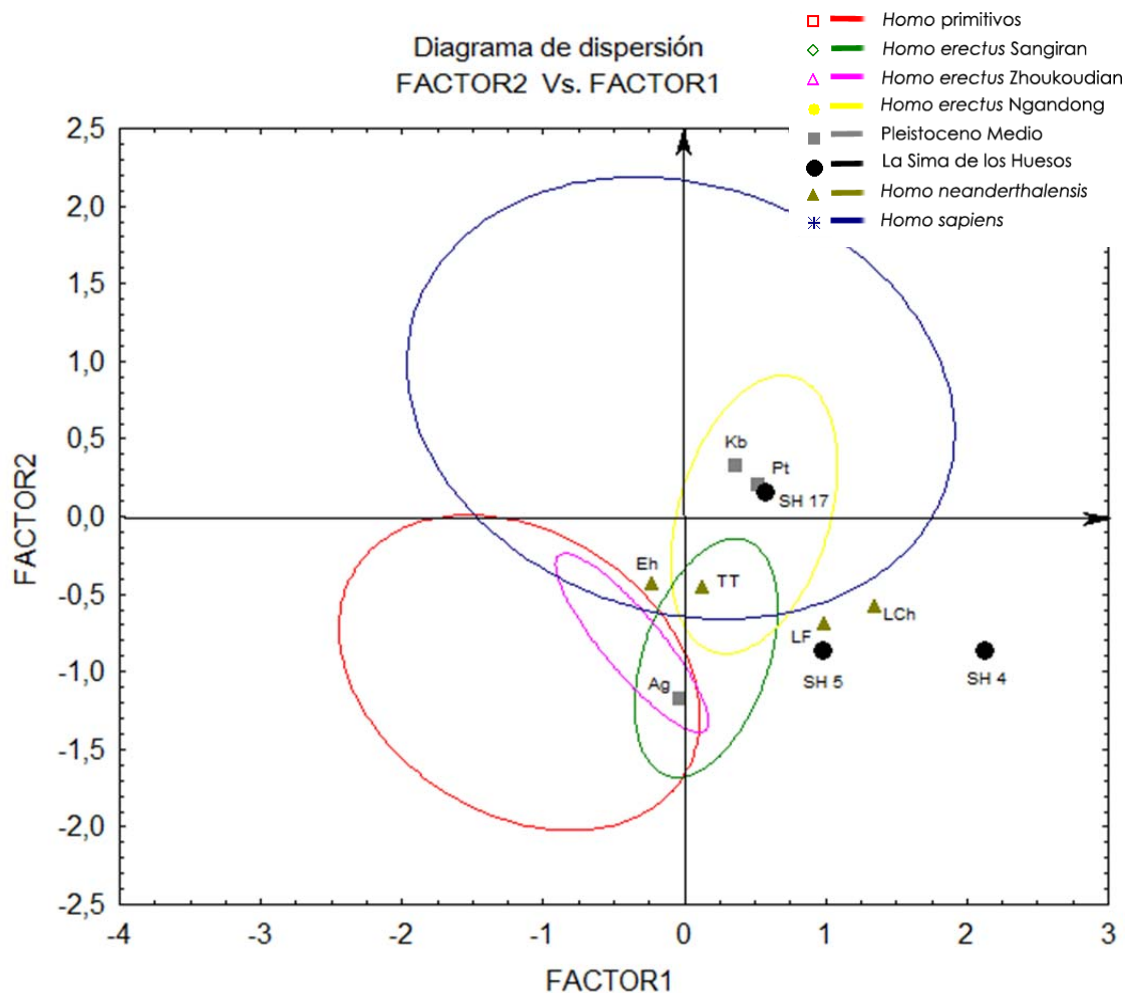


Figura 5.8. Diagrama de dispersión del factor 1 versus factor 2. Análisis del conjunto de datos del fósil y actual del género *Homo II*.

Elipse: Rango de valores. Probabilidad del 95%.

Factor 1 Vs. Factor 2

El factor 1 representa las anchuras posteriores y explica un 74,02% de la varianza. El factor 2 explica por su parte un 11,31% de la varianza y separa a los individuos por el desarrollo de su cuerda parietal en primer término y suma la expansión de la región cerebelar en segundo término.

En la figura 5.8. vemos que la dispersión de los individuos y los distintos grupos humanos se aprecia casi igual que en el estudio anterior en el que no se habían añadido el conjunto de 15 individuos humanos actuales. No hay cambios significativos a destacar. Lo que sí vamos a destacar del amplio conjunto de *Homo sapiens* (que incluye tanto primeros humanos anatómicamente modernos como humanos actuales), es que a pesar de la amplia diversidad que presentan en cuanto a la anchura de la región posterior del endocráneo, con una elipse que se sitúa equidistante del eje, se destacan ampliamente del resto de grupos humanos por sus elevadas cuerdas parietales.

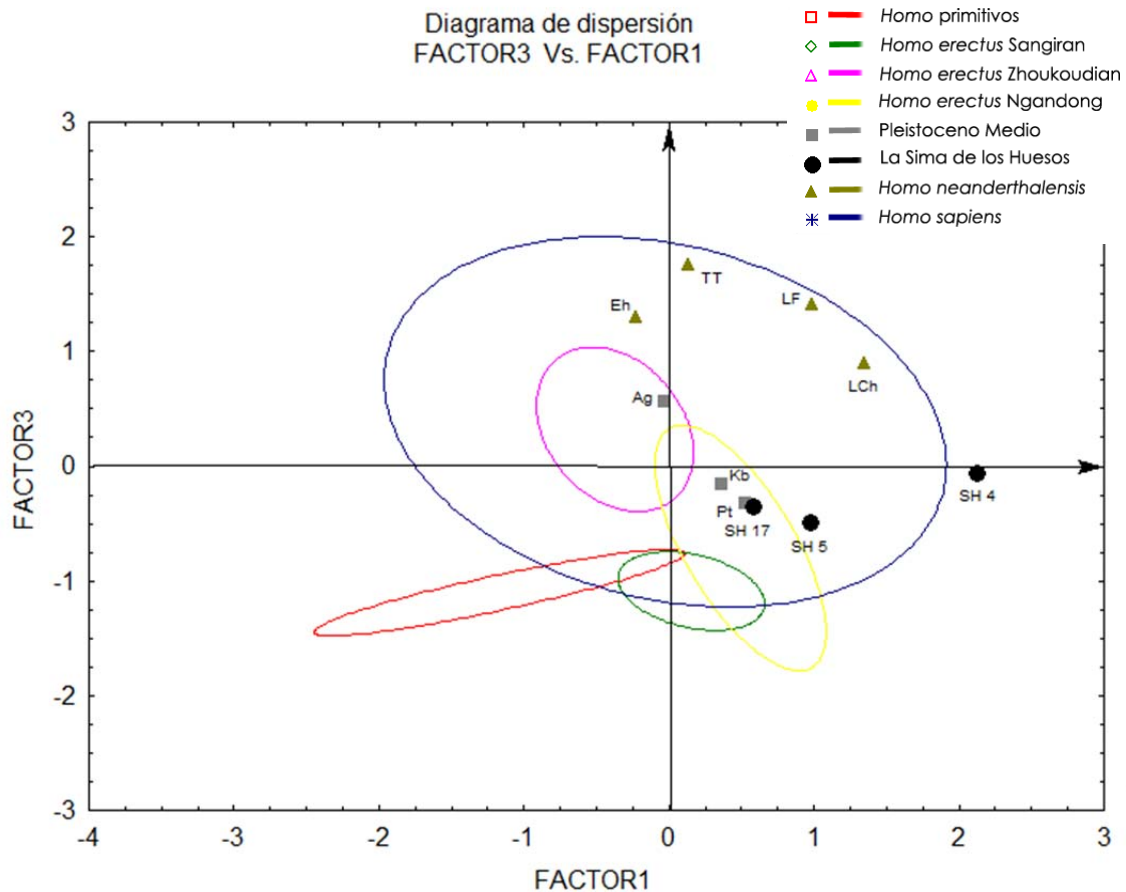


Figura 5.9. Diagrama de dispersión del factor 1 versus factor 3. Análisis del conjunto de datos del fósil y actual del género *Homo II*.

Elipse: Rango de valores. Probabilidad del 95%.

Factor 1 Vs. Factor 3

El factor 1 explica el 74,02% y el factor 3 el 6,46% de la varianza total. Ambos componentes principales distribuyen a los individuos según su dispersión liderada por las anchuras posteriores y la cuerda frontal.

En la figura 5.9. vemos que tampoco en este caso hay muchas diferencias significativas a destacar respecto del análisis donde no se introdujeron los 15 humanos actuales. Salvo la clara disposición en esta gráfica de Aragón con una cuerda frontal más elevada comparado a los otros dos individuos del grupo Pleistoceno medio.

Remarcamos la amplia diversidad del conjunto de *Homo sapiens*, sobre todo en cuanto a las anchuras, pero también en la cuerda frontal, donde al menos un tercio de la elipse se sitúan en la zona “cuerda parietal pequeña”.

Destacamos que todos los neandertales quedan englobados en la diversidad de *Homo sapiens*, aunque muy cerca de los límites superiores. La gran elipse de este conjunto engloba a casi todos los otros grupos salvo a la mayoría de los *Homo* primitivos. También queda fuera el individuo SH 4 que es el ejemplar que muestra las mayores anchuras posteriores, incluso más elevadas que los neandertales y que los *Homo sapiens* de mayor tamaño.

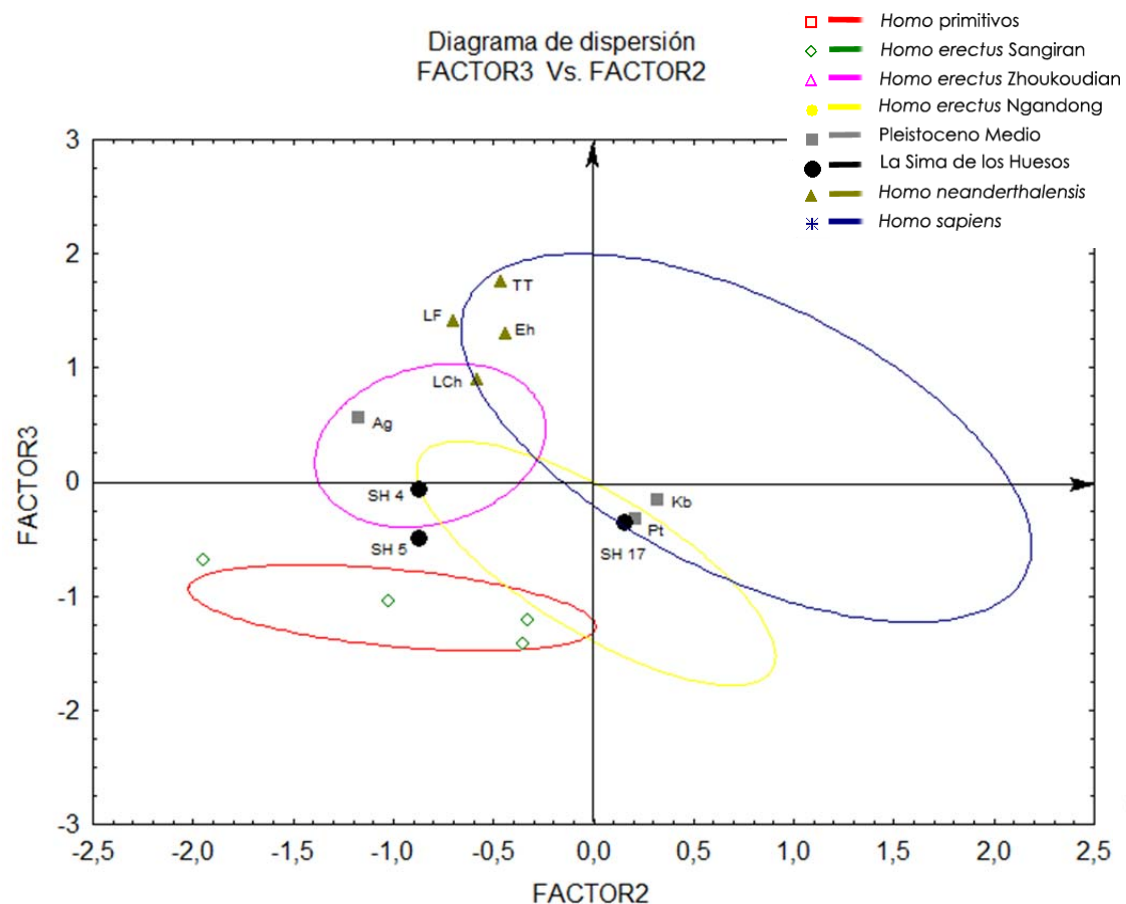


Figura 5.10. Diagrama de dispersión del factor 2 versus factor 3. Análisis del conjunto de datos del fósil y actual del género *Homo II*.

Elipse: Rango de valores. Probabilidad del 95%.

Factor 2 Vs. Factor 3

El factor 2 representa la cuerda parietal en primer término y suma la expansión de la región cerebelar en segundo término y explica un 11,31% de la varianza. El factor 3 explica por su parte un 6,46% de la varianza y separa a los individuos por el desarrollo de su cuerda frontal.

En la figura 5.10. observamos algunas ligeras diferencias respecto del análisis donde no se introdujeron los 15 humanos actuales pueden verse reflejadas: Sangirán queda incluido en la elipse de los *Homo* primitivos, y Ngandong extiende su variabilidad con una elipse equidistante en cuanto a la cuerda parietal.

La elipse del conjunto de *Homo sapiens*, embebe dentro de su variabilidad a dos individuos del Pleistoceno medio y SH 17, y al conjunto de neandertales aunque todos estos fósiles se localizan próximos a los límites de la elipse.

5.1.4.2.5.3. Registro fósil y actual del género *Homo* con especial atención al conjunto de La Sima de los Huesos.

Análisis previos en la obtención de las gráficas que se muestran a continuación han resultado con elipses muy similares para cada subgrupo de *Homo erectus*. Por esta razón se ha optado a unificarlos y considerarlos como un único grupo (*Homo erectus*). De la misma forma que se hizo con los resultados de las tablas 5.13. y 5.16., analizaremos los componentes principales de los tres primeros factores destacados en la tabla 5.18. Los resultados de las correlaciones con los factores sin rotar y rotados pueden verse en las tablas 5.19. y 5.20. respectivamente.

	Valor propio	% de la varianza total explicada	Valor propio acumulado	% acumulado de la varianza total explicada
1	5,01	71,58	5,01	71,58
2	0,86	12,22	5,87	83,80
3	0,50	7,10	6,36	90,91
4	0,30	4,32	6,67	95,23
5	0,17	2,40	6,83	97,63
6	0,12	1,65	6,95	99,28
7	0,05	0,72	7,00	100,00

Tabla 5.18. Valores propios (Valor propios), varianza explicada acumulada y porcentaje de la varianza de los siete Factores.

	Factor - 1	Factor - 2	Factor - 3
L	-0,91	-0,04	-0,16
FC	-0,82	-0,02	-0,51
PC	-0,55	0,79	0,21
BW	-0,94	0,06	0,01
FW	-0,95	0,10	0,02
MW	-0,91	-0,26	0,13
OW	-0,78	-0,39	0,39

Tabla 5.19. Correlaciones de cada componente principal con cada variable en la matriz de datos sin rotar. Los valores destacados son >0,700000.

	Factor - 1	Factor - 2	Factor - 3
L	0,38	0,23	0,47
FC	0,21	0,15	0,88
PC	0,07	0,96	0,13
BW	0,32	0,27	0,33
FW	0,36	0,33	0,38
MW	0,55	0,10	0,31
OW	0,92	0,08	0,19

Tabla 5.20. Correlaciones de cada componente principal con cada variable en la matriz de datos rotada (rotación *Varimax Raw*). Los valores destacados son $>0,700000$

Claramente cargan con una elevada correlación las mismas variables que lo hacían en primer término en los análisis anteriores y que recordamos, eran las variables con mayor independencia en la matriz de correlación.

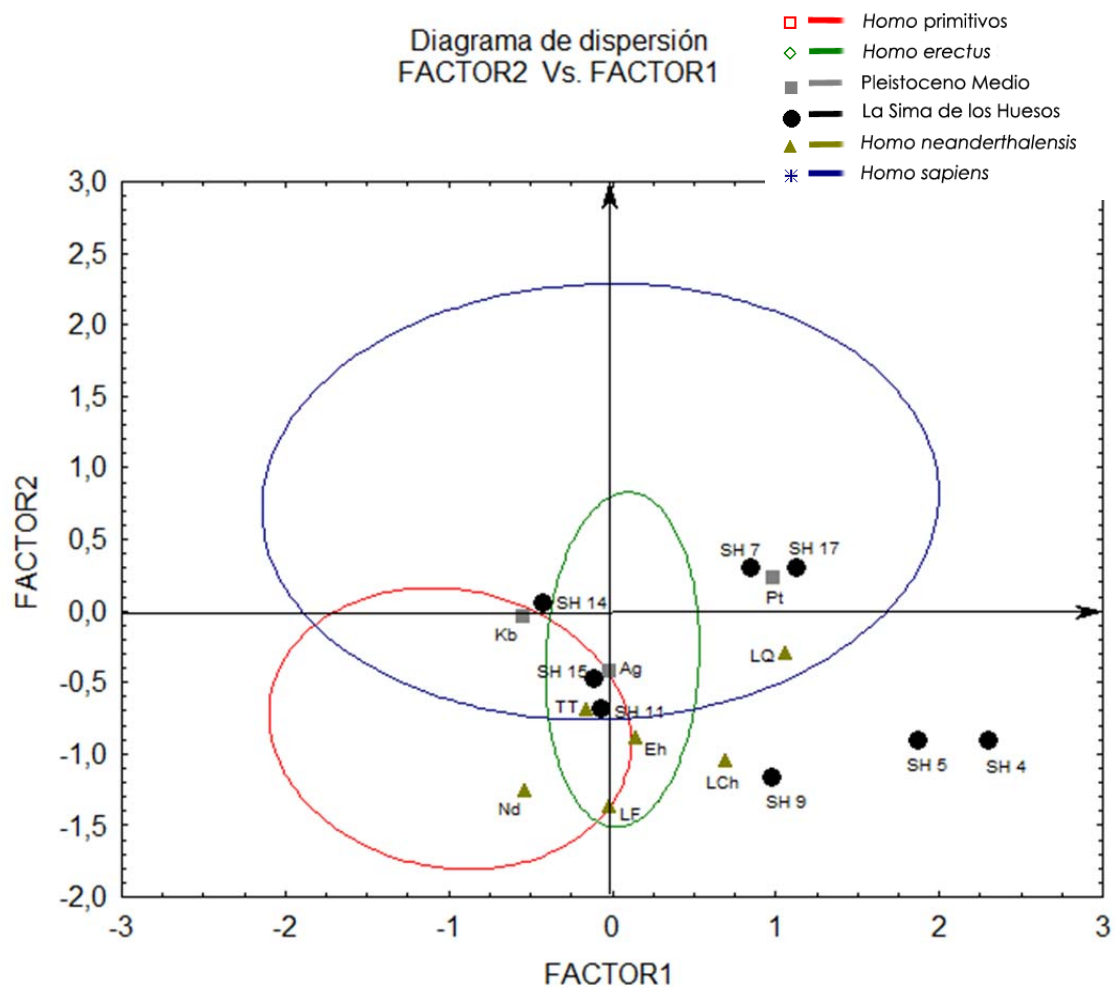


Figura 5.11. Diagrama de dispersión del factor 1 versus factor 2. Análisis del conjunto de datos del fósil y actual del género *Homo* con especial atención al conjunto de La Sima de los Huesos. Elipse: Rango de valores. Probabilidad del 95%.

Factor 1 Vs. Factor 2

El factor 1 explica el 71,58% de la varianza y separa a los individuos por su anchura posterior, en este caso a diferencia de análisis anteriores, únicamente la anchura occipital.

Considerando por tanto la anchura occipital, en la figura 5.11 se observa que la mayoría de los neandertales y del conjunto de La Sima de los Huesos va a mostrar grandes anchuras occipitales, aunque hay representantes de ambos grupos que no destacan situándose en las proximidades del eje. Ambos grupos tienen un representante con baja anchura que se sitúa al otro lado del eje, indicando la variabilidad de este rasgo en ambos conjuntos. Un comportamiento muy similar observamos en el conjunto del Pleistoceno medio.

El amplio conjunto de *Homo erectus* se localiza próximo al eje, y su elipse muestra el pequeño rango de variabilidad que ocupa ligeramente y de manera equidistante ambos cuadrantes. Igualmente equidistante y mostrando una amplia variabilidad queda representado el conjunto de *Homo sapiens*. No sucede lo mismo con el conjunto de *Homo* primitivos, que se agrupan en el cuadrante que representa una anchura occipital pequeña.

El factor 2 por su parte explica un 12,22% de la varianza indicando la importancia de la cuerda parietal. De la misma forma que se observó en los análisis anteriores, es el amplio conjunto de *Homo sapiens* quien ocupa ampliamente la parte positiva del eje, destacando sus grandes cuerdas parietales. Dos representantes de La Sima de los Huesos, Petralona y una parte del conjunto de *Homo erectus* (los más modernos que corresponden con el subconjunto de Ngandong como ya vimos en gráficas anteriores) se localizan en esta zona aunque no destacan por altos valores, sino que se sitúan próximos al eje.

Resumiendo, los conjuntos de neandertales, La Sima de los Huesos y Pleistoceno medio, estarían relacionados mostrando de normales a mayores anchuras occipitales y de normales a pequeñas cuerdas parietales.

Los *Homo* primitivos quedan englobados en el cuadrante que indica pequeñas anchuras occipitales y cuerdas parietales.

Homo erectus tienden a tener pequeñas cuerdas parietales que se incrementan en los individuos más modernos y no destacan por su anchura occipital, mostrando ligera variabilidad.

Finalmente *Homo sapiens* destaca por su elevada cuerda parietal y amplia variabilidad en cuanto a la anchura occipital.

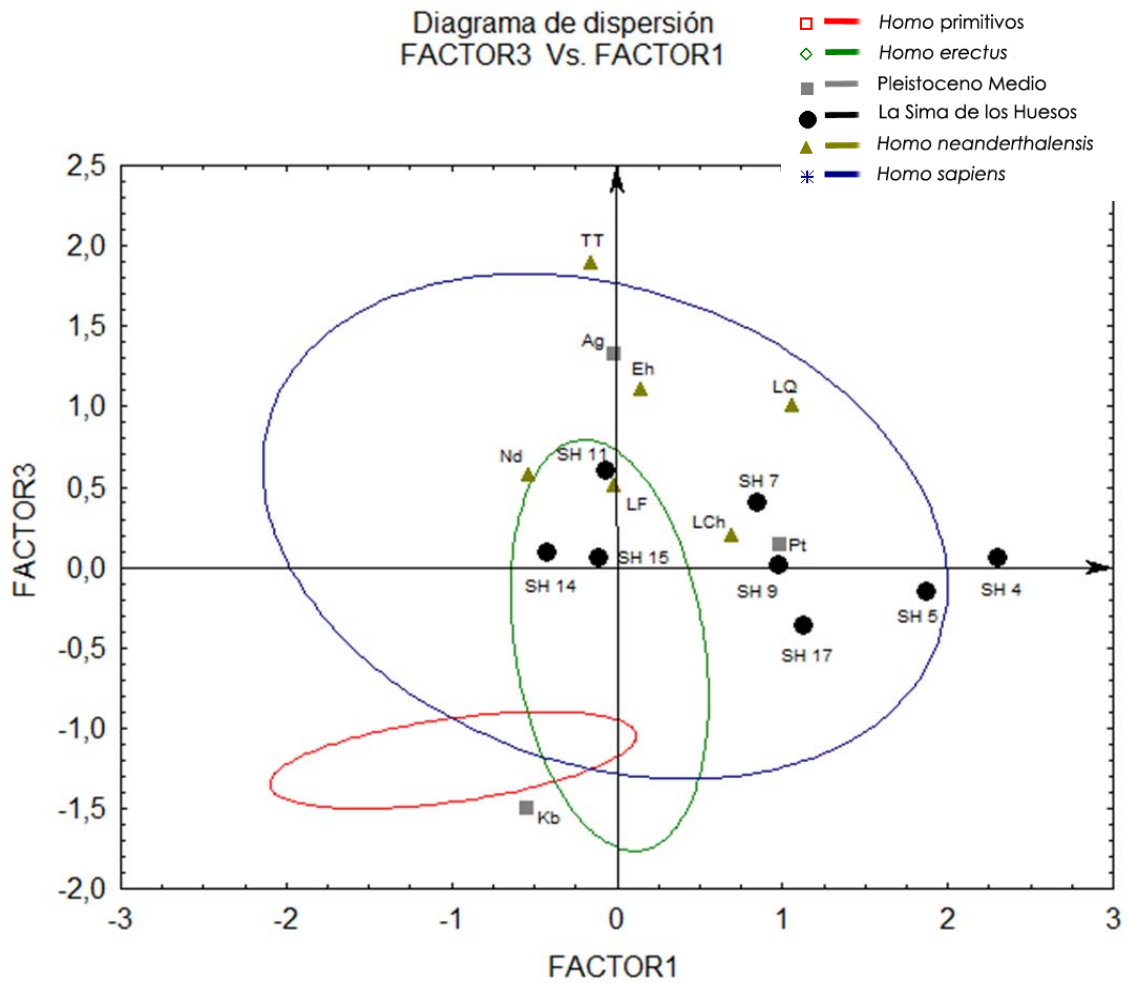


Figura 5.12. Diagrama de dispersión del factor 1 versus factor 3. Análisis del conjunto de datos del fósil y actual del género *Homo* con especial atención al conjunto de La Sima de los Huesos. Elipse: Rango de valores. Probabilidad del 95%.

Factor 1 Vs. Factor 3

El factor 1 explica el 71,58% de la varianza y separa a los individuos por su anchura posterior. Sin cambios destacables respecto de la disposición de los individuos y grupos vista en la gráfica anterior.

El factor 3 explica un 7,10% de la varianza y distribuye a los individuos por el tamaño de su cuerda frontal.

En la figura 5.12 observamos que el conjunto de La Sima de los Huesos queda distribuido a ambos lados del eje, pero muy próximos a él, indicando así una cierta variabilidad en este rasgo, pero nada destacable en individuos con valores muy elevados respecto del resto.

Sí lo vemos por el contrario en el conjunto del Pleistoceno medio, con los individuos europeos en la parte superior del eje y separados por una gran distancia, y el individuo africano, que se sitúa en el otro lado del eje, muy alejado de los europeos con una cuerda frontal excesivamente pequeña. Los neandertales se sitúan todos en la parte positiva del eje indicando grandes cuerdas frontales.

Al otro lado del eje, con cuerdas frontales pequeñas acompañan a Kabwe el conjunto de *Homo* primitivo y la mayoría del conjunto de *Homo erectus*, que como ya sabemos por análisis anteriores corresponde con los Indonesios (Sg y Ng).

El conjunto de *Homo sapiens*, muestra una amplísima variabilidad y muestra una elipse prácticamente equidistante del eje en ambos lados, ligeramente superior en la parte que representa una cuerda frontal mayor.

Resumiendo, el conjunto de La Sima de los Huesos muestra de normales a mayores anchuras occipitales pero con cuerdas frontales que presentan poca variabilidad. Los neandertales en cambio, con anchuras occipitales menos destacadas que en La Sima de los Huesos, si muestran cuerdas frontales superiores. El conjunto del Pleistoceno medio muestra ligera variabilidad en la anchura occipital pero amplia variabilidad en la cuerda frontal. El conjunto de *Homo erectus* muestra pequeña variabilidad en la anchura occipital, pero en

cambio queda claro que los Indonesios tienen cuerdas frontales menores que los Chinos.

Los *Homo* primitivos son estrechos en su occipital y con cuerdas frontales reducidas, y los *Homo sapiens* muestran una elevada variabilidad en todos los componentes, mostrando una amplia elipse que prácticamente equidista de ambos ejes siendo ligeramente superior su contribución en el cuadrante de occipital estrecho y cuerda frontal grande.

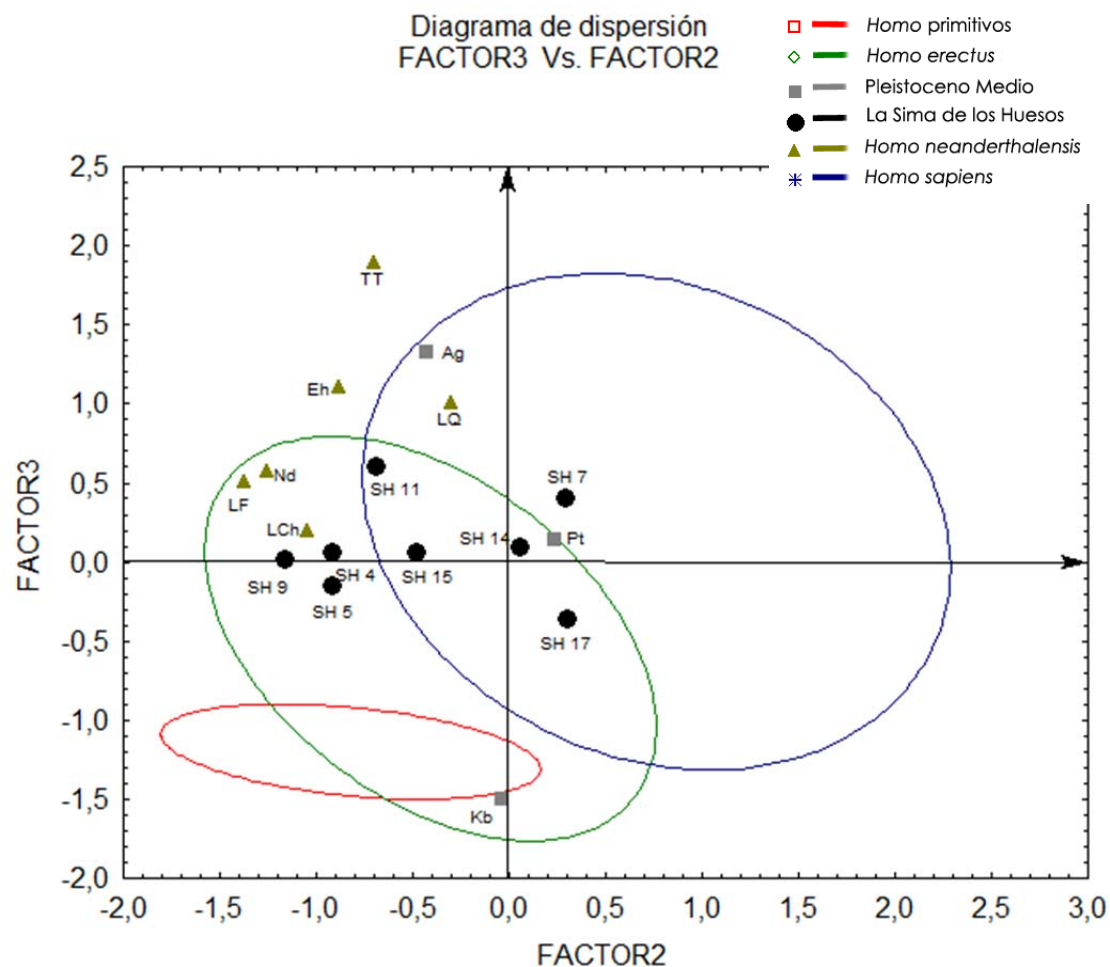


Figura 5.13. Diagrama de dispersión del factor 2 versus factor 3. Análisis del conjunto de datos del fósil y actual del género *Homo* con especial atención al conjunto de La Sima de los Huesos. Elipse: Rango de valores. Probabilidad del 95%.

Factor 2 Vs. Factor 3

La distribución de los ejemplares dada por los factores 2 y 3 se representa en la figura 5.13.

El factor 2 que dispersa a los individuos según su cuerda parietal y el factor 3 que lo hace según su cuerda frontal representan el 12,22% y 7,10% de la varianza respectivamente.

La distribución por factores no varía respecto de las gráficas anteriores.

Lo que vemos por conjuntos nos indica que los *Homo* primitivos tienen pequeñas cuerdas frontales y parietales. Los *Homo erectus* tienen sobre todo pequeñas cuerdas frontales y parietales pero muestran algo de variabilidad en ambas variables, con el subconjunto de chinos con cuerdas frontales ligeramente superiores, y algunos indonesios con cuerdas parietales ligeramente superiores.

La Sima de los Huesos y los neandertales tienen cuerdas parietales pequeñas, pero mientras en La Sima de los Huesos la cuerda frontal no es destacable, ya en los neandertales adquiere valores superiores. El conjunto de Pleistoceno medio con cuerdas parietales no destacables, en cambio muestra amplia variabilidad en la cuerda frontal con valores muy elevados en ambos lados.

Finalmente el conjunto de *Homo sapiens*, en su mayoría muestran cuerdas parietales y frontales de gran tamaño, pero muestran amplia variabilidad con una parte importante de la muestra con cuerdas frontales reducidas.

5.2. Reorganización cerebral en el registro fósil.

5.2.1. Introducción y antecedentes

A lo largo de la evolución humana, las distintas especies han ido adquiriendo caracteres propios en los distintos componentes corporales.

El cerebro, como uno de los órganos más importantes del ser humano, ha ido también alcanzando modificaciones que han afectado al comportamiento, desarrollo y modo de vida de las distintas poblaciones humanas.

La encefalización es un proceso que introduce cambios en la relación entre el tamaño cerebral y corporal y es importante para la evolución humana. Es el

proceso que nos muestra el incremento del tamaño del cerebro a lo largo de la evolución, pero no es el único proceso que ha afectado a los cambios sufridos por el cerebro desde los primeros homínidos.

Estos cambios de tamaño generalmente se acompañan de un proceso previo de reorganización en las áreas cerebrales.

Los cambios en el tamaño del cerebro se relacionan con la idea de que los cerebros grandes tenderían a mostrar mayor especialización para mantener la capacidad de procesamiento (Hofman, 2001), y ésta sería la base de la reorganización cerebral. Una reorganización cerebral que permita que el cerebro siga siendo eficaz aun sufriendo un incremento en su tamaño, es vital para su supervivencia. Según Weaver (2001), en la expansión de la red neural, se alcanza un límite en el que cualquier nuevo incremento en el tamaño podría comprometer la eficiencia computacional.

La reorganización del cerebro durante la evolución, indicaría que la selección natural ha trabajado sobre cambios cuantitativos en el tamaño relativo de los componentes del cerebro, y que tales cambios han tenido consecuencias importantes para el comportamiento ya que las interconexiones entre neuronas, y su crecimiento y desarrollo, son parcialmente responsables de las diferencias de comportamiento específicas de especie (Holloway, 1996).

La nueva organización queda representada con el incremento del tamaño de algunas áreas y en algunos casos la disminución del tamaño de otras, afectando con toda seguridad las capacidades asociadas al establecerse una diferente relación y conexión entre los elementos adyacentes.

El incremento del volumen cerebral durante el proceso de encefalización, ha afectado de forma diferente a las especies del género *Homo* (Weaver, 2001) y también son claras las diferencias en el cerebro desde un *Australopithecus* hasta los humanos anatómicamente modernos (Aiello & Andrews, 2000; Antón, 2002; Asfaw *et al.*, 2002; Bruner & Manzi, 2008; Falk, 1987; Falk *et al.*, 2000, Grimaud-Hervé, 1997; Holloway *et al.*, 2004). De esta forma, se observan las grandes diferencias entre estos grupos por la diversidad de la forma total (forma = tamaño + configuración).

La lectura de las modificaciones regionales se hace difícil cuando se consideran los valores brutos, puesto que en el proceso de encefalización el aumento de tamaño puede desvirtuar la importancia de unas medidas sobre otras, al verse afectadas por el aumento de tamaño cuando queremos ver las diferencias en la forma.

Algunos autores como Schäfer *et al.*, (2001), consideran que las técnicas métricas tradicionales podrían ocasionalmente ser capaces de evaluar e interpretar la combinación de cambio en tamaño (size) y configuración (shape), como un cambio en la forma, pero esos métodos no pueden ser usados para distinguir la variación en tamaño de la variación en configuración.

Esta sección del estudio, representa un intento de reconocer la variación de la configuración en los endocráneos de distintas especies humanas, con el fin de diferenciar la reorganización sufrida por el cerebro y separarla de la variación debida únicamente al tamaño. Para ello se han realizado análisis interpoblacionales e intrapoblacionales, afrontando el problema desde dos estudios diferentes.

5.2.2. Métodos

En este estudio se realiza una aproximación estadística al problema eliminando el tamaño de los endocráneos para obtener la verdadera forma o configuración. Para ello se ha seguido el procedimiento indicado en la metodología expuesta por Howells (1980), en un trabajo presentado en el II Symposium de Antropología Biológica de España, donde basándose en una idea previa de Corruccini (1975), analiza los cráneos procedentes de 18 poblaciones humanas de 6 grandes regiones del planeta, extrayendo la importancia de la configuración craneal de esos grupos humanos calculando sus C-scores. Howells justifica el uso de esta metodología, indicando que además de los resultados dados por los análisis multivariantes, la información univariante es muy importante también, pero se hace necesaria la transformación de los datos para evitar el uso de los datos netos originales.

Con este análisis se extrae la importancia de cada una de las variables en la configuración cerebral del conjunto de endocráneos utilizados, destacando las diferencias en la forma. Este método, implica un proceso de transformación

matemático de los individuos donde la diferencia del tamaño desaparece, extrayendo la importancia de la configuración de cada endocráneo, que establece el incremento de unas variables métricas en detrimento de otras.

Las variables utilizadas son las representadas en la figura 5.4.

5.2.2.1. Análisis de los C-scores

5.2.2.1.1. ¿Qué representan los C-scores en nuestro estudio?

Mediante los C-scores, se obtienen los valores que describen cómo y cuánto se desvían los individuos desde los valores medios para el tamaño de toda la muestra, que se ha reducido a 0 en cada uno de los individuos, obteniéndose así la carga de la configuración para cada dimensión, o lo que es lo mismo, la forma de la que es responsable cada variable dentro de la configuración del endocráneo.

Valores positivos indican una mayor carga de esa variable a la conformación total, y lo contrario para los valores negativos. Los valores cercanos a 0, indicarán que esa variable en ese individuo no destaca sobre las demás.

Esto significa que el incremento de unas variables métricas causarán disminución en otras, para mantener el equilibrio que hemos generado al eliminar el tamaño y establecer en todos los ejemplares un mismo volumen genérico. Estas modificaciones entre variables métricas, son las responsables de los cambios en la reorganización de las distintas regiones del cerebro en los diversos grupos humanos.

5.2.2.1.2. Procedimiento para el cálculo de los C-scores

El procedimiento para el cálculo de los C-scores tal como lo explica Howells (1980) es como sigue:

Cada medida individual absoluta, es transformada en una que es relativa a la forma. Primero, todas las medidas se estandarizan (Z-scores), eliminando las diferencias en dimensión y variación. La media de las especies se sustrae de ese valor estandarizado y se divide por la desviación estándar de las especies. Así, la media para todos se hace 0, y la desviación estándar para cada medida se hace 1.

Si a los datos brutos les restamos el valor de la media poblacional, lo que obtenemos es la desviación estándar. El cociente de la desviación estándar de cada individuo respecto de la desviación estándar de la muestra, nos da como resultado el valor de Z-SCORE.

Valor bruto – media del conjunto = desviación (valores estandarizados).

Valores estandarizados – desviación estándar del conjunto = Z-scores estandarizados.

En un segundo paso, cada individuo se estandariza por tamaño: sus Z-scores se promedian para obtener una figura de tamaño arbitrario, llamado PENSIZE que es de valor positivo para un cráneo generalmente grande y negativo para uno pequeño. Se suman los Z-SCORES de todas las variables para cada individuo, y se divide por el número de variables, de manera que así obtenemos el valor de PENSIZE. Es decir, el pensize es la conjunción de todos los z-scores (de todos los datos de divergencia de un individuo respecto de la media) y se divide por todas las variables para dar una figura de tamaño arbitrario, donde mostrará todas las divergencias de la media.)

Sumatorio de Z-scores / n° variables = PENSIZE

Esta figura se resta de cada uno de sus z-scores y así cada individuo ahora tiene una media de 0 y sus resultados (llamados C-scores) reflejan solo la forma: esto es, la importancia relativa de estas medidas en la configuración total de la forma de un individuo particular. Los resultados se multiplican x10 para una mejor visualización de los valores.

Z-scores – PENSIZE = C-scores

5.2.3. Material

Hemos utilizado individuos de todo el registro fósil que comprende la evolución humana en su desarrollo dentro del género *Homo*, para introducir mayor diversidad en el estudio. La herramienta estadística que se ha usado requiere de una base de datos completa, con datos en todas las variables, por lo que el número de ejemplares desde una extensa lista inicial quedó reducido a 25 individuos

Ver (Tabla 5.21.). Dentro de la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos, solo hemos podido contar con los endocráneos 4 y 5 ya que son los más completos y nos proporcionan datos en todas las variables.

Individuo	Especie/Grupo	Volumen cc.
KNM-ER 1470	<i>Homo rudolfensis</i>	752^
KNM-ER 1813	<i>Homo habilis sl</i>	509^
Dmanisi D2280	<i>Homo georgicus</i>	775*
KNM-ER 3733	<i>Homo ergaster</i>	848^
KNM-ER 3883	<i>Homo ergaster</i>	804^
KNM-WT 15000	<i>Homo ergaster</i>	900^
Sangiran 2	<i>Homo erectus</i>	813&
ZKD III Locus EI	<i>Homo erectus</i>	915&
ZKD XII Locus LIH	<i>Homo erectus</i>	1030&
Ngandong 11	<i>Homo erectus</i>	1231&
Ngandong 12	<i>Homo erectus</i>	1090&
Ngandong 7	<i>Homo erectus</i>	1013&
Kabwe/Broken Hill	Pleistoceno medio *	1325\$
Petralona	Pleistoceno medio *	1170+
SH 4	Pleistoceno medio *	1360+
SH 5	Pleistoceno medio *	1092+
La Chapelle-aux-Saints	<i>Homo neanderthalensis</i>	1625^
La Ferrassie 1	<i>Homo neanderthalensis</i>	1640^
Teshik Tash	<i>Homo neanderthalensis</i>	1525^
Predmost X	<i>Homo sapiens (AMH)</i>	1452^
SINGA	<i>Homo sapiens (AMH)</i>	1550^
Sepúlveda 463	<i>Homo sapiens</i>	1140+
Sepúlveda 545	<i>Homo sapiens</i>	1166+
Sepúlveda 490	<i>Homo sapiens</i>	1358+
Sepúlveda 522	<i>Homo sapiens</i>	1330+

Tabla 5.21. Listado de individuos utilizados en el cálculo de los C-scores.

* Los individuos considerados como Pleistoceno medio incluirían individuos de las especies *Homo heidelbergensis/Homo rhodesiensis*. (AMH) Primeros *Homo sapiens*, humanos anatómicamente modernos.

5.2.4. Resultados y discusión

Los resultados obtenidos tras aplicar el procedimiento explicado en el punto 5.2.2.1.2. sobre los individuos de la Tabla 5.21., han sido multiplicados x10 para una mejor observación de los datos, y esos valores finales se muestran en la Tabla 5.22.

Los valores finales como conjunto no han resultado muy clarificadores por la gran diversidad aparente que existe en cada especie/grupo. Se han repetido los análisis eliminando a los individuos del Pleistoceno inicial (para delimitar la muestra en grupos más recientes eliminando cierta variabilidad), pero los resultados en cuanto a la diversidad intragrupal no varían. Se hace necesario bajo nuestro criterio un futuro nuevo cálculo donde puedan tener presencia un mayor número de individuos dentro de cada especie/grupo. Incluso será interesante tener en cuenta un nuevo diseño en las variables a considerar.

A pesar de esto, algunos datos de interés pueden observarse a nivel intra e inter-específico.

Individuo	L	H	CH	FC	PC	RS-CV
KNM-ER 1470	-3,22	0,47	3,28	0,23	3,47	-1,10
KNM-ER 1813	-2,63	-1,79	4,12	1,53	10,19	1,46
D2280	-3,91	2,03	1,03	0,82	-5,06	-1,70
KNM-ER 3733	1,77	-4,93	-1,67	0,58	-4,83	-1,19
KNM-ER 3883	2,01	0,33	0,79	-5,39	8,72	4,51
KNM-WT 15000	-1,39	0,52	-9,15	0,93	10,09	-3,95
Sg 12	1,80	-1,17	-2,32	2,29	-6,51	-5,72
ZKD III	3,12	-1,63	-2,93	2,08	4,71	-3,65
ZKD XII	3,34	-0,20	1,72	8,75	-6,32	-1,81
Petralona	-5,77	4,01	0,84	-1,23	-0,08	3,55
Kabwe	2,98	1,97	-2,72	-7,49	0,50	0,72
SH 4	1,86	-0,52	-3,05	-0,68	-11,24	-3,01
SH 5	-0,89	2,37	-1,88	-0,27	-6,91	0,04
La Chapelle	3,57	0,50	0,20	-0,01	-12,55	-1,28
La Ferrassie 1	3,59	3,11	3,40	1,24	-15,95	0,71
Tesik Tash	-0,60	4,42	1,34	8,89	-9,23	-3,36
Ng 11	1,93	-5,41	-0,11	-2,02	-3,63	-2,41
Ng 12	2,38	-2,23	-1,34	-5,91	7,74	2,32
Ng 7	1,74	-4,37	-0,39	6,41	-3,15	-0,97
Prt X	-1,00	-1,06	8,19	7,82	-6,21	0,99
SINGA	-1,28	-3,23	-3,37	0,41	3,06	-1,59
SEP 463	-0,87	2,12	0,22	-4,62	12,63	4,83
SEP 545	-6,00	4,49	1,56	1,50	7,41	4,13
SEP 490	-3,07	0,71	1,60	-8,29	13,97	6,09
SEP 522	0,55	-0,52	0,63	-7,58	9,21	2,39

Tabla 5.22. Valores finales de los C-scores (resultados originales x10)

Individuo	RS-EAT	BW	FW	MW	OW
KNM-ER 1470	-2,85	-2,34	2,04	2,31	-2,28
KNM-ER 1813	3,32	-1,66	-3,56	-5,59	-5,38
D2280	-7,68	2,57	1,47	4,11	6,32
KNM-ER 3733	-0,86	4,35	2,04	3,08	1,65
KNM-ER 3883	7,54	-2,97	-8,76	-3,71	-3,07
KNM-WT 15000	-3,02	0,32	4,00	-0,52	2,17
Sg 12	-1,51	0,10	1,39	4,02	7,64
ZKD III	-0,04	0,46	-3,14	-0,12	1,14
ZKD XII	-2,06	-0,96	-0,68	-1,27	-0,50
Petralona	3,64	-3,91	-5,49	2,25	2,17
Kabwe	-0,46	3,57	5,24	0,63	-4,95
SH 4	3,73	-3,31	-2,40	7,01	11,63
SH 5	3,19	-4,68	-2,80	0,33	11,49
La Chapelle	-0,30	4,87	1,76	2,68	0,56
La Ferrassie 1	1,10	2,75	-0,96	5,52	-4,51
Tesik Tash	-0,05	4,23	2,81	-2,62	-5,83
Ng 11	-1,36	7,13	3,62	0,60	1,66
Ng 12	0,09	3,13	-0,38	-4,95	-0,85
Ng 7	-4,94	1,31	0,10	3,49	0,77
Prt X	-8,03	-1,34	2,53	-4,49	2,59
SINGA	-2,86	1,14	1,32	6,23	0,16
SEP 463	2,92	-1,43	-0,17	-7,20	-8,41
SEP 545	1,32	-6,27	1,76	-4,26	-5,64
SEP 490	4,48	-2,65	-0,83	-3,54	-8,46
SEP 522	4,70	-4,43	-0,88	-3,99	-0,09

Tabla 5.22. (continuación). Valores finales de los C-scores (resultados originales x10)

5.2.4.1. Observaciones a nivel interpoblacional (Valoración por variables)

Para estudiar qué sucede entre especies, vamos a ir analizando variable por variable, destacando cómo se desarrolla en cada grupo.

L: Los primeros *Homo* y el conjunto de *Homo sapiens*, tienen cerebros cortos. En cambio *Homo ergaster*, *Homo erectus*, algunos ejemplares del Pleistoceno medio, SH y *Homo neanderthalensis*, tienen cerebros más alargados.

H: *Homo ergaster*, *Homo erectus*, y primeros humanos modernos tienen cerebros bajos en la región posterior. En cambio los primeros *Homo*, los ejemplares del Pleistoceno medio, SH, *Homo neanderthalensis*, y los humanos más modernos tienen cerebros más altos.

CH: la región anterior del cerebro es alta en Los primeros *Homo* , *Homo neanderthalensis*, y los humanos más modernos. En cambio es baja en *Homo ergaster*, *Homo erectus*, Pleistoceno medio, SH.

FC: la cuerda frontal tiene mayor desarrollo en los primeros *Homo* , y en los *Homo erectus* primitivos, en *Homo neanderthalensis* y en los primeros humanos modernos. En cambio su desarrollo es menor en Pleistoceno medio, SH, *Homo erectus* más modernos, y *Homo sapiens* más modernos.

PC: la cuerda parietal tiene poco desarrollo en general en *Homo erectus* (con algunas excepciones), Pleistoceno medio, SH y *Homo neanderthalensis*. En cambio tiene un desarrollo mucho mayor en los primeros *Homo* , el conjunto de *Homo ergaster* y los humanos más modernos (con excepciones en todos los grupos).

RS-CV: El desarrollo de la región posterior del cerebro es pequeña en los primeros *Homo*, *Homo ergaster*, *Homo erectus*, SH, *Homo neanderthalensis*, y primeros humanos modernos. En todos los grupos hay excepciones.

Solo se da un incremento notable en el grupo de los humanos más modernos y en Petralona (grupo Pleistoceno medio).

RS-EAT: la expansión de la región parieto-temporal es pequeña en los primeros *Homo*, *Homo ergaster*, *Homo erectus*, SH, *Homo neanderthalensis*, y primeros humanos modernos. En casi todos los grupos hay excepciones, y destacamos que en *Homo neanderthalensis* los valores aunque negativos están muy próximos a 0.

Se da un incremento de esta dimensión en el individuo del Pleistoceno medio europeo, SH, y en los humanos más modernos.

BW: la anchura de Broca tiende a ser limitada en los primeros *Homo*, *Homo erectus primitivos*, Pleistoceno medio europeo, SH, y el conjunto de *Homo sapiens*. Con excepciones en casi todos los grupos y con valores positivos pero muy próximos a 0. En cambio muestra una mayor expansión en *Homo ergaster*, Pleistoceno medio africano, *Homo neanderthalensis* y los *Homo erectus* más modernos.

FW: la anchura frontal muestra una gran variabilidad, pero en general muestra una ligera expansión en los primeros *Homo*, *Homo ergaster*, Pleistoceno medio africano, *Homo neanderthalensis*, *Homo erectus* (salvo ZKD), y primeros *Homo sapiens*. En casi todos los grupos hay excepciones.

En cambio la anchura frontal es más reducida en el conjunto de *Homo erectus* de ZKD, Pleistoceno medio europeo, SH y humanos más modernos.

MW: en general todos los grupos salvo los humanos más modernos muestran anchuras positivas, o muy próximas a 0. En todos los grupos hay excepciones.

En cambio los humanos modernos son más estrechos con amplia diferencia.

OW: la anchura occipital muestra mucha variabilidad en las poblaciones primitivas. En el conjunto de *Homo erectus* son en general positivas. Neandertales y humanos más modernos se caracterizan por anchuras occipitales muy reducidas y en cambio SH muestra valores muy elevados de anchura occipital.

5.2.4.2. Observaciones a nivel intrapoblacional (Valoración por especie/grupo)

1. Los ejemplares más primitivos de *Homo* (*H. habilis*, *H. rudolfensis* y *H. georgicus*), muestran de manera general longitudes endocraneales cortas y cuerdas frontales y alturas cerebrales (región anterior) ligeramente elevadas.

Cuando observamos lo que sucede por individuos, KNM-ER 1470 y D2280 muestran valores muy similares o bastante próximos en la mayoría de las variables, destacando KNM-ER 1813 por mostrar valores con signo opuesto o muy alejado de los valores de los otros dos individuos. Solamente en tres variables (PC, BW y OW) es D2280 diferente a KNM-ER 1470 y KNM-ER 1813. La cuerda parietal es muy pequeña pero la anchura occipital y de Broca es superior respecto de los otros dos individuos más primitivos. Podríamos relacionar estas diferencias con la existencia de al menos 2 morfotipos diferentes en este grupo, algo que tiene sentido puesto que está compuesto por especies diferentes y alejadas geográficamente.

2. El conjunto de los *Homo ergaster* en general tienden a ser bajos, y sus cuerdas frontales y parietales tienen comportamientos contrarios que podrían ser compensatorios.

Cuando observamos lo que sucede por individuos, KNM-ER 3883 tiene un comportamiento muy diferente a los otros dos en casi todas las variables métricas. Tiene mayor expansión de la región posterior, pero en general es más estrecho que los otros dos individuos y su cuerda frontal es muy pequeña. Podríamos también en este caso relacionar estas diferencias con la existencia de al menos 2 morfotipos diferentes en este grupo, o que tales diferencias se deban a dimorfismo sexual, ya que KNM-ER 3883 es masculino y KNM-ER 3733 es femenino, o a la ontogenia, ya que KNM-ER 3883 es adulto y WT-15000 es subadulto. Lo que está claro es que tanto el individuo femenino como el subadulto muestran menor robustez que el macho adulto y muchas variables se ven por tanto afectadas.

3. Todo el conjunto de *Homo erectus* (Sg, ZKD y NG) tiene valores positivos y ligeramente elevados de la longitud, así que son ligeramente alargados. La altura de la región anterior del cerebro es muy reducida, sobre todo en los más modernos (NG). En general, los tres conjuntos muestran muchas similitudes, aunque se den ligeras variaciones en algunas variables métricas.

Cuando observamos lo que sucede por individuos, Sangiran 12 muestra altura y expansión de la región posterior del cerebro reducida, que se compensa con valores positivos de todas las anchuras, sobre todo las de la región posterior. Cuerda frontal ligeramente elevada, a cambio de una cuerda parietal bastante reducida. Los ZKD son largos, ligeramente bajos y estrechos. Ngandong en cambio son un poco más cortos y bastante más bajos en la región anterior. Todos tienen una anchura de Broca positiva y elevada, pero mientras Ng 12 tiene valores negativos para las otras tres anchuras, siendo por tanto más estrecho, los otros dos individuos del mismo conjunto tienen valores positivos para todas las anchuras, siendo ligeramente más anchos. A cambio Ng 12 tiene una cuerda parietal muy elevada y una ligera expansión de la región posterior del cerebro, a diferencia de los otros dos individuos, que tienen valores negativos para todas ellas, es decir, muy reducida cuerda parietal y expansión posterior.

Aquí vemos claramente 2 morfotipos que podrían ser debidos al dimorfismo sexual, ya que Ngandong 12 es masculino mientras que Ngandong 7 y 11 son femeninos.

4. Dentro de los individuos del Pleistoceno medio, Petralona es muy corto, pero lo compensa con altos valores en la altura y en la expansión de la región posterior del cerebro. Mientras las anchuras de la región anterior son muy pequeñas, con altos valores negativos, se compensa con valores positivos para las anchuras de la región medio-posterior.

Kabwe por su parte, es bastante largo, compensando el bajísimo valor de cuerda frontal. Las elevadas anchuras de la región anterior del cerebro compensarían la disminución de anchura de la región posterior, sobre todo la occipital.

Ambos individuos muestran claras diferencias en al menos 6 variables, por tanto entendemos que tantas diferencias se deben a dos morfotipos diferentes. A lo largo del Pleistoceno medio hubo una gran variedad de grupos humanos y además ambos individuos pertenecen a regiones geográficas muy diferentes.

5. En cuanto a los individuos de La Sima de los Huesos, vemos que muestran el mismo comportamiento en la mayoría de las variables, salvo en tres, donde dos de los valores con signo contrario están muy próximos a 0.

Con valores negativos para la altura cerebral, la cuerda frontal, las anchuras frontal y de Broca, y sobre todo muy destacable los valores tan inferiores para la cuerda parietal, se ven compensados con valores positivos para la expansión de la región parieto-temporal, la anchura máxima (sobre todo en el endocráneo 4) y muy destacables los elevados valores de la anchura occipital en ambos. Siguiendo los mapas establecidos por Brodmann, y teniendo en cuenta que los límites de las áreas cerebrales son difusos, el gran desarrollo del área occipital podría relacionarse con una reorganización que favorece el desarrollo de las cortezas visuales primaria y secundaria, relacionadas con la integración de la información visual (procesamiento de los estímulos visuales, permite tener información de profundidad y distancia necesaria para los movimientos finos, como los realizados por las manos en tareas necesarias para el manejo instrumental de la realidad, percepción de movimiento, orientación, longitud de onda (color) y profundidad, procesa información visual más compleja, que incluye el aprendizaje y las asociaciones funcionales).

Las implicaciones de estas consideraciones nos llevan a pensar en muchas cualidades y características que forman parte del comportamiento de los neandertales, y que estarían empezando a desarrollarse en estos grupos anteriores en el linaje evolutivo (ver Carbonell *et al.*, 2003; Carbonell & Mosquera, 2006; Rightmire, 2004).

Lo que nos indican las otras tres variables, donde ambos muestran signos diferentes pero con valores bastante próximos, es que a pesar del tamaño el endocráneo 5 sería más alto y más corto que el endocráneo 4.

Ante estas leves diferencias, podemos decir que sólo hay un morfotipo en el grupo y las escasas diferencias puedan ser debidas a un ligero dimorfismo sexual o variabilidad intraespecífica.

Los resultados obtenidos para Broken Hill que ha sido considerado *Homo heidelbergensis* de África por algunos autores (Rightmire, 1988 ; Schwartz et Tattersall, 1996 ; Bookstein *et al.*, 1999), apoyan la idea previa de un trabajo anterior (Poza-Rey & Arsuaga, 2009) de no incluir a este individuo dentro del mismo grupo que a los individuos de La Sima de los Huesos, ya que la mayor parte de sus variables métricas difieren de manera notable respecto del comportamiento observado en estos individuos. En cambio Petralona, sí muestra un comportamiento más próximo a los ejemplares de La Sima de los Huesos, sobre todo al endocráneo 5, y por tanto sí podrían ser considerados dentro de una misma línea filogenética.

6. Dentro del grupo de los neandertales destacar que de manera general son altos, tienen una cuerda parietal excesivamente pequeña, y una anchura de Broca considerable. Los Neandertales, mantienen el rasgo característico de una cuerda parietal reducida como sus posibles ancestros (La Sima de los Huesos) pero sus endocráneos son más largos y adquieren más importancia las anchuras frontales que las occipitales.

Cuando observamos lo que sucede por individuos, vemos que el endocráneo Tesick Tash (TT) tiene valores negativos en casi todas las variables, siendo más corto, con una menor expansión de la región posterior del cerebro, además de una menor anchura de esta misma región. La anchura frontal es ligeramente superior. Tanto La Chapelle-aux-Saints 1 (LCh) como La Ferrassie 1 (LFs) parecen ser bastante largos. LCh, al igual que TT, tiene una menor expansión de la región posterior, pero se ve compensado con valores positivos en todas las anchuras.

LFs en cambio, tiene valores positivos para la expansión de la región posterior y la anchura total del endocráneo, que compensan la disminución en las anchuras frontal y sobre todo occipital.

Como conjunto hemos visto que tienen comportamientos iguales en 5 variables. Después, para el resto de las variables, La Ferrassie 1 se diferencia en tres de ellas, Tesick Tash se diferencia en dos de ellas, y La Chapelle-aux-Saints se diferencia en una de ellas, con respecto al comportamiento de los otros dos individuos.

No vemos diferentes morfotipos claramente, pero si hay una gran variabilidad intraespecífica en este grupo.

Una vez evaluados el conjunto de La Sima de los Huesos y el conjunto de los neandertales, remarcamos que ambos clados comparten algunos rasgos que forman parte del patrón de reorganización cerebral, pero difieren en un número aproximado de rasgos también. Estos resultados apoyarían la conclusión de que el grupo humano de La Sima de los Huesos es suficientemente diferente de *H. neanderthalensis* como para ser considerado un taxón independiente (Arsuaga *et al.*, 2014), aunque cercano filogenéticamente.

7. Los *Homo sapiens* más recientes tienden a ser cortos y estrechos en todas sus variables métricas. Ligeramente altos tanto en la región anterior como en la posterior, cuerdas frontales muy reducidas que se compensan con cuerdas parietales extremadamente elevadas y expansión de la región posterior destacable.

Los endocráneos de los primeros humanos anatómicamente modernos muestran diferencias respecto de los humanos más modernos, ya que a pesar de ser ligeramente cortos como éstos, la altura de la región anterior y la expansión de la región posterior muestran comportamientos contrarios. La cuerda parietal también es más reducida que en los humanos más modernos.

Cuando observamos lo que sucede por individuos en el grupo de los primeros humanos anatómicamente modernos, vemos que Singa tiene una altura de la región posterior del cerebro y una cuerda frontal ambas reducidas, pero a cambio muestra valores positivos y algunos muy elevados en las anchuras y en la cuerda parietal.

En cambio Predmost X, con valores altísimos para la altura cerebral posterior y la cuerda frontal, tiene una cuerda parietal bajísima.

Anchuras de Broca y anchura total reducidas a cambio de anchura frontal y occipital ligeramente elevadas.

En el conjunto de humanos modernos de Sepúlveda apenas hay diferencias.

Por tanto estaríamos frente a dos morfotipos, donde el conjunto más reciente muestra el estrechamiento de las variables de anchura y una mayor expansión en la altura y todas las variables relacionadas con el desarrollo de la región posterior del cerebro. *Homo sapiens*, debido al proceso de globularización que sufren y que es único en esta especie (Gunz *et al.*, 2012), muestran un acortamiento de sus cerebros, y su rasgo característico que es una cuerda parietal muy desarrollada (Bruner *et al.*, 2003) podría compensarse con una reducción de la cuerda frontal. Estos cerebros además son muy estrechos en la mayoría de las variables métricas relacionadas con la anchura.

Hofman (2001) expone que las diferencias biológicas con otras especies pueden ser debidas a limitaciones energéticas y procesos neurales, indicando esos factores como limitantes para el tamaño del cerebro. Un incremento en tamaño, puede restringir la capacidad del cerebro y esto es, como ya se ha dicho en otros puntos de este trabajo, por lo que cerebros grandes tienden a ser más especializados (Hofman, 2001).

Pero... ¿es el incremento de tamaño anterior o posterior a la especialización?

Para permitir el incremento y no perder eficacia, el cerebro debe mostrar especializaciones previas. De lo contrario, no sería viable y la selección natural se encargaría de eliminarlo.

Atendiendo a este razonamiento, se hace comprensible la diferente reorganización por ejemplo entre los cerebros de La Sima de los Huesos y los *Homo erectus* contemporáneos.

Esta organización cerebral, que se observa en los individuos de La Sima de los Huesos y con las implicaciones antes citadas, ya estaría, por tanto, presente en el linaje neandertal hace unos 430k. Esto habría permitido el desarrollo de grandes cerebros al final del Pleistoceno final de Europa, hecho que no sucede en los individuos del Pleistoceno final de Asia.

Pero el volumen total del cerebro y la habilidad cognitiva no están completamente asociadas, o su relación es de una significancia funcional mínima, al menos en poblaciones modernas (Schoenemann *et al.*, 2000). Relacionado con esto, para comprender la evolución del cerebro humano y el proceso de encefalización es también muy importante considerar la reorganización cerebral además del tamaño/volumen endocraneal alcanzado.

5.3. El problema de la alometría

5.3.1. Introducción y antecedentes

5.3.1.1. Qué es la alometría?

La alometría es el estudio de un cambio relativo en la proporción de un atributo o de varias partes de un organismo como consecuencia del crecimiento.

Un ejemplo muy común de alometría es el escalado geométrico, en el que la superficie es una función de la masa corporal.

Según John L. Gittleman*, un mecanismo propuesto para explicar los estados de escalas, es que los organismos biológicos están limitados por las tasas a las cuales la energía y los materiales pueden ser distribuidos entre las superficies donde son fisiológicamente intercambiados y los tejidos donde son usados. Así, las relaciones alométricas pueden relacionarse en última instancia con las características anatómicas y fisiológicas del uso de la energía.

* <http://www.britannica.com/EBchecked/topic/1499967/allometry>

De acuerdo con la ley de la alometría se sabe que la forma varía con el tamaño (Gayon, 2000). La alometría designa los cambios en las dimensiones relativas de las partes del cuerpo, que se correlacionan con los cambios en el tamaño total.

Es lo contrario que sucede con la isometría (figura 5.14.) donde se mantienen las relaciones de forma y tamaño.

Por ejemplo, en dos cubos de diferente volumen, el cubo grande tiene una relación superficie/volumen menor que el pequeño, pero ambos siguen siendo cubos (misma forma geométrica = isometría).

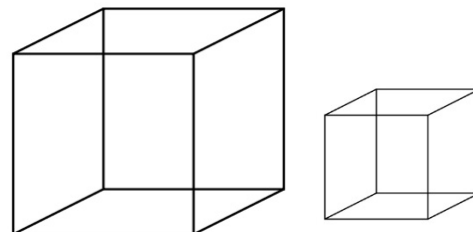


Figura 5.14. Isometría en dos cubos de diferente volumen.

Cambio alométrico: ocurre cuando las proporciones de un organismo se ajustan a diferentes tasas en las que el área de la superficie, volumen y otros parámetros físicos cambian con diferentes tamaños. A veces es referido como escalado diferencial (Goldman *et al.*, 1990).

Cambio isométrico: ocurre cuando cada dimensión de un organismo se escala hacia arriba o hacia abajo independientemente de en qué parámetro se dé el cambio desproporcionado, área de la superficie o volumen. Si X dobla en longitud, entonces también lo hará Y. Las proporciones se mantienen constantes y no cambian con un cambio de tamaño (Goldman *et al.*, 1990).

Pero separar forma y tamaño de un objeto tridimensional que se rige por la ley de la alometría, como en este caso es el cerebro humano, es siempre un problema.

- Forma: Configuración externa de algo. (Fuente: R.A.E.) No cuantificable. Concepto intuitivo, que no se deja medir fácilmente.
- Tamaño: Mayor o menor volumen o dimensión de algo. (Fuente: R.A.E.) Cuantificable. El volumen del cerebro es la vía más directa para calcular su tamaño.

5.3.1.2. El problema del tamaño en los endocráneos de La Sima de los Huesos.

Dos encéfalos con el mismo tamaño tendrán volúmenes iguales o muy similares. Pero dos encéfalos de diferente volumen, aunque sean de la misma especie, podrían mostrar diferencias en sus proporciones.

En el caso que nos ocupa (La Sima de los Huesos), observamos que la elevada diferencia en los volúmenes encefálicos entre los ejemplares más completos, ha provocado algunas divergencias morfológicas también entre ellos (figura 5.15.).

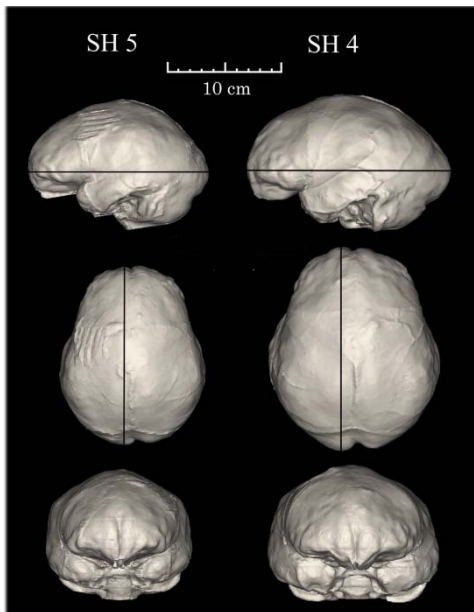


Figura 5.15. Visualización conjunta de los endocráneos 4 y 5 de La Sima de los Huesos, donde se puede observar la gran diferencia en forma y tamaño que existe entre ellos.

Endocráneo 4 = 1360 cc

Endocráneo 5 = 1092 cc

Estas divergencias morfológicas observables a simple vista, muestran lo que podría parecer a priori dos tipologías o morfotipos diferentes en el grupo humano que constituye la colección de La Sima de los Huesos, o podrían deberse a la alometría como estamos detallando.

Para poder determinar cuál de estas dos hipótesis tiene más sentido analizaremos si a pesar de éstas divergencias, los endocráneos 4 y 5 siguen un mismo patrón de desarrollo que los diferencia de una manera igual o muy similar a otros ejemplares de otras especies humanas. Es decir, si las diferencias y los parecidos en el comportamiento de las variables métricas en los endocráneos de La Sima de los Huesos, se dan de la misma forma entre ellos cuando se enfrentan a otros individuos del registro fósil.

Para tratar de hallar las causas de la variabilidad de un conjunto de datos dentro de una muestra, se utilizan normalmente análisis multivariantes. Las coordenadas de los diferentes especímenes en el espacio multivariante varían con el tamaño (primer eje) y con el valor que toman para los siguientes ejes, que a su vez se correlacionan fuertemente con diferentes grupos de variables brutas.

Sin embargo el problema de la alometría no se soluciona así, porque puede haber grandes diferencias de tamaño dentro de cada especie, con lo que sus representantes ocupan lugares alejados en el espacio si interviene el primer eje, e incluso en los demás ejes si la forma cambia mucho con el tamaño.

Para tratar de dar solución a este problema, se han comparado directamente endocráneos de igual tamaño natural (volumen encefálico similar), sin modificación de datos bajo procedimiento estadístico, y pertenecientes a distintas especies o grupos humanos.

5.3.2. Métodos

5.3.2.1. Comparación directa de endocráneos de tamaño similar

Para realizar este análisis, se han elegido sólo algunos endocráneos con volúmenes cerebrales similares a los del endocráneo 4 (1360 cc) y endocráneo 5 (1092 cc) de La Sima de los Huesos, estableciendo dos grupos por tamaño, para observar las diferencias naturales en el diseño de las formas endocraneales que un tamaño similar ha provocado en especies diferentes.

No tratamos el tamaño de manera estadística como ya se ha hecho con los C-scores en un punto anterior, sino que en este caso lo que nos interesa es tener tamaños similares de manera natural.

Si tras comparar estos conjuntos de endocráneos, observamos que los dos ejemplares de La Sima de los Huesos se comportan de manera análoga frente a otros individuos, lo más probable es que las diferencias entre ellos sean debidas a la alometría, y no existan dos morfotipos en el grupo. Porque siendo por ejemplo los endocráneos de La Sima de los Huesos por un lado de la misma población y por lo tanto de la misma especie, y los endocráneos más modernos por el otro también de la misma población y especie, las diferencias de los cerebros de los fósiles respecto de los humanos modernos deberían de producirse en las mismas variables y ser del mismo signo, independientemente del tamaño.

Las variables métricas consideradas son las que pueden verse en la figura 5.4.

Una vez que tenemos las medidas de todos los individuos, éstas se han convertido en porcentajes respecto del valor de los individuos de La Sima de los Huesos, que se consideran como el 100% en cada conjunto. Así tendremos el porcentaje de la variación de cada medida respecto a los individuos de interés (La Sima de los Huesos).

5.3.3. Material

Grupo de encéfalos grandes (tabla 5.23.):

<i>Individuos</i>	<i>Volume endocraneal</i>	<i>Diferencia de volumen % (respecto de SH 4)</i>
SH 4	1360	
Brno III	1304	-4,1
JI 2	1400	2,9
JI I	1305	-4,0
Gibraltar	1400	2,9
Kabwe	1270	-6,6
SEP 490	1358	-0,1
SEP 522	1330	-2,2

Tabla 5.23. Formando parte del grupo de los encéfalos grandes, contamos con SH 4, SEP 490, SEP 522, Kabwe, y Jebel Irhoud 2.

Grupo de encéfalos pequeños (tabla 5.24.):

<i>Individuos</i>	<i>Volume endocraneal</i>	<i>Diferencia de volumen % (respecto de SH 5)</i>
SH 5	1092 cc	-----
SEP 463 ♂	1140 cc	4,4
SEP 545 ♀	1166 cc	6,8
Ngandong 12	1090 cc	-0,2
Zhoukoudian XII	1030 cc	-5,7
Petralona	1170 cc	7,1
Aragó	1166 cc	6,8
La Quina 5	1172 cc	7,3

Tabla 5.24. Formando parte del grupo de los encéfalos pequeños, contamos con SH 5, SEP 463, SEP 545, Ngandong 12, Zhoukoudian XII y Petralona.

En la propuesta de este trabajo sería excelente poder comparar al menos dos individuos de cada grupo/especie con cada uno de los dos fósiles de La Sima de los Huesos, con marcadas diferencias en capacidades craneales para evitar tanto el factor tamaño como la alometría, pero no se dispone de otra pareja de fósiles que puedan compararse con los dos de Sepúlveda y con los dos de La Sima de los Huesos.

Es decir, no contamos por ejemplo con dos fósiles de *Homo erectus* procedentes de una misma población con valores próximos a 1.090 cc y 1.360 cc. Hay cráneos neandertales de estas capacidades pero no disponemos de sus medidas por el momento (ejemplo La Quina 5 como individuo pequeño con 1172* cc y Engis 2 o Guattari 1 como grandes, con 1362* cc y 1360* cc respectivamente). Esta propuesta de trabajo queda pendiente para un futuro proyecto, donde podamos conseguir un conjunto más extenso de ejemplares que cumplan con las condiciones requeridas. * datos extraídos de Holloway *et al.*, 2004.

5.3.4. Resultados y discusión

Los resultados de todas las medidas se representan juntas por grupos de tamaño. Los gráficos resultantes (figuras 5.16. y 5.17.), representan la proporción de variación de cada variable en los individuos de otras especies con respecto a La Sima de los Huesos que se sitúan en el punto 0 del eje.

Tomando como base los valores de SH 4 (figura 5.16.), se puede observar que los otros endocráneos presentan valores de PC (cuerda parietal), claramente superiores, entre un 20% y un 50%, y que esa es la principal diferencia. Además son entre un 10% y un 20% más estrechos que SH 4, tanto en la anchura máxima como en la anchura occipital.

Teniendo en cuenta estos valores de volumen endocraneal, vale la pena observar que tanto el fósil marroquí de Jebel Irhoud 2, con una cronología que se estima en 160 kys y de posición evolutiva controvertida (Smith *et al.*, 2007; Gunz *et al.*, 2009a), como Kabwe considerado dentro de la especie *Homo heidelbergensis* por algunos autores (Rightmire, 1988 ; Schwartz et Tattersall, 1996 ; Bookstein *et al.*, 1999) se desvían del endocráneo 4 de La Sima de los Huesos en las mismas variables que lo hacen los dos individuos modernos de Sepúlveda: una cuerda parietal larga y una anchura occipital pequeña. Además, se desvían también en la misma dirección que los dos cráneos mayores de Sepúlveda en la anchura máxima. Este resultado confirmaría su posición filogenética más cercana a *Homo sapiens* que al linaje neandertal, algo que había sido tema de debate.

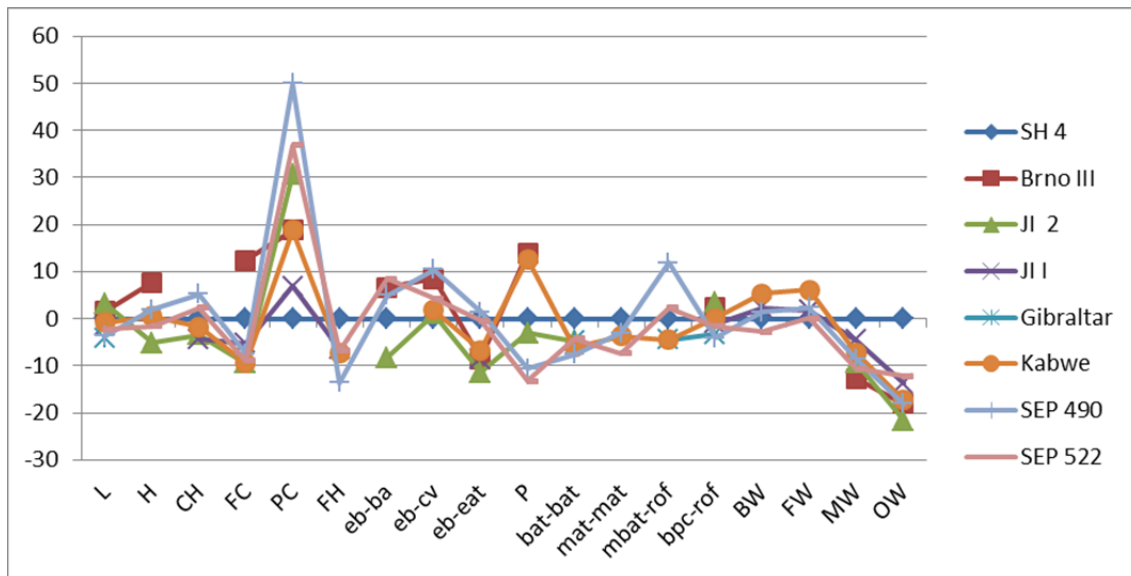


Figura 5.16. Variación de cada variable en un grupo de fósiles con respecto a las medidas en el endocráneo 4.

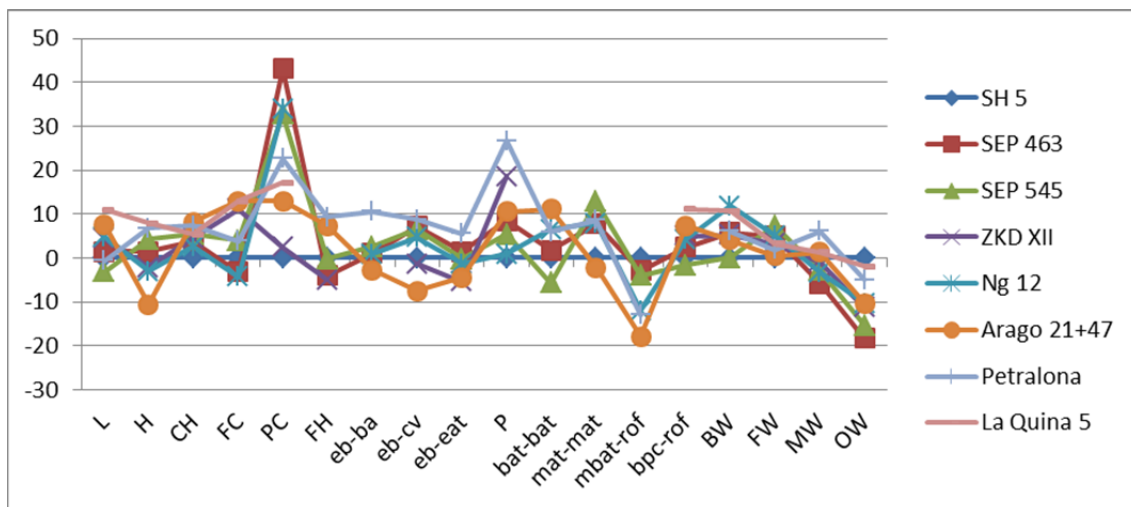


Figura 5.17. Variación de cada variable en un grupo de fósiles con respecto a las medidas en el endocráneo 5.

Cuando ahora comparamos SH 5 con los otros endocráneos (figura 5.17.), obtenemos un resultado parecido. Los endocráneos más modernos tienen una cuerda parietal de un 30% a un 40% más larga, y los endocráneos del Pleistoceno medio, Zhoukoudian y Petralona, se quedan entre 6-14%. En conjunto, los fósiles son un 10% más estrecho en el occipital, y los modernos alrededor del 15%. Sin embargo, la anchura máxima del conjunto de endocráneos ya no es tan claramente inferior a la de SH 5. En este caso, no llega al 10% como sucedía en el caso de los cerebros grandes, y especialmente en SEP 545, que es el que se desvía más en capacidad craneal de SH 5 (siendo un 6.9 % más grande).

Si observamos en los endocráneos lo que sucede con esta dimensión, vemos que la región donde se establece la anchura máxima en los encéfalos modernos de mayor tamaño se sitúa a la altura del lóbulo parietal, mientras que en los endocráneos de La Sima de los Huesos se obtiene en una posición más baja, claramente en el lóbulo temporal. En cambio la anchura máxima de los endocráneos modernos de volumen pequeño, queda situada en una región más inferior que en los grandes. En este caso, no se sitúa claramente en la región parietal, sino que desciende situándose en la región intermedia entre parietal y temporal en uno de ellos y en la parte posterior del temporal en el otro (ver figura 5.20.)

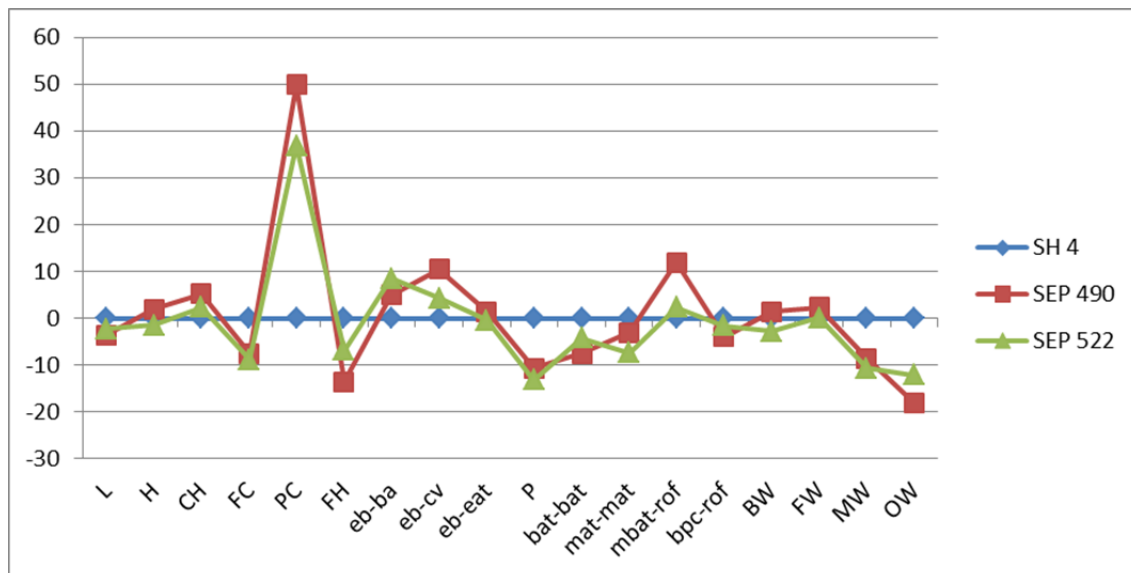


Figura 5.18. Variación de cada variable en los individuos grandes de la muestra SEP respecto a las medidas en el endocráneo 4.

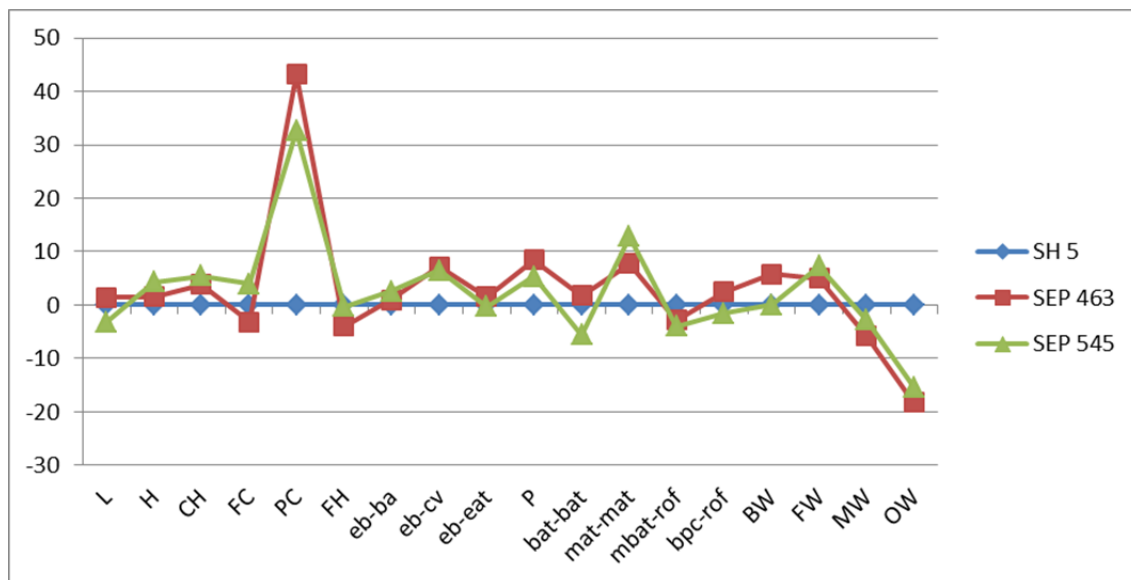


Figura 5.19. Variación de cada variable en los individuos pequeños de la muestra SEP respecto a las medidas en el endocráneo 5.

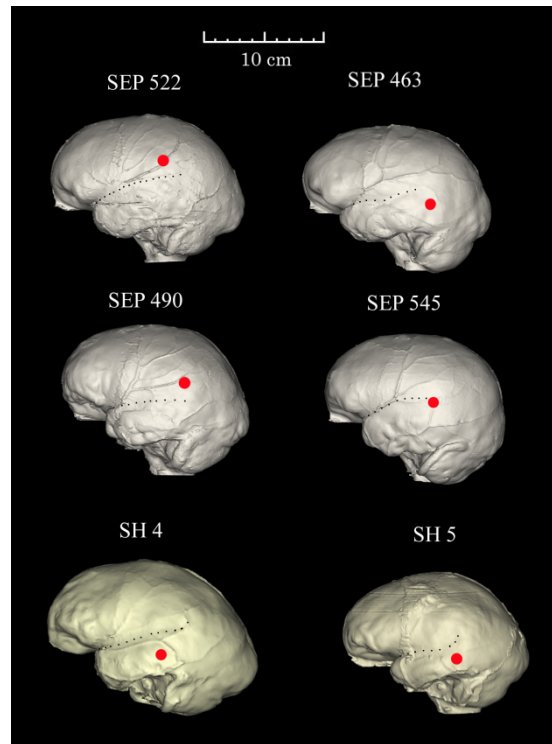


Figura 5.20. Localización de la anchura máxima en los endocráneos 4 y 5 de La Sima de los Huesos y en 4 individuos modernos con volúmenes similares a los de La Sima de los Huesos.

Por lo tanto, hay dos variables con un comportamiento muy destacable e igual en ambos individuos de La Sima de los Huesos. Estas variables son la cuerda parietal (considerablemente más corta en la muestra de La Sima de los Huesos que en otros fósiles humanos) y la anchura occipital (mucho más elevada en La Sima de los Huesos que en otros fósiles humanos).

Otras variables métricas destacan menos, pero muestran la misma conducta en ambos ejemplares de La Sima de los Huesos frente a lo observado en otros individuos, manifestando así un patrón de comportamiento común, como son:

La altura frontal y la anchura máxima del endocráneo que son ligeramente superiores en ambos ejemplares de La Sima de los Huesos, sobre todo en el ejemplar grande, y la anchura frontal que es ligeramente inferior en ambos individuos de la población de La Sima de los Huesos.

Estos resultados indican que los individuos de La Sima de los Huesos, tienen parietales más cortos, la región posterior del cerebro es más ancha y baja, y la región frontal es más alta y más estrecha, comparado con otros individuos de su mismo tamaño pertenecientes a las especies *H. erectus*, *H. rhodesiensis* y *H. sapiens*.

Pero también se dan algunas diferencias entre los dos individuos de La Sima de los Huesos. Dos variables que están relacionadas, como son la distancia entre polos temporales y su proyección sobre el lóbulo frontal, sí difieren en ambos individuos de La Sima de los Huesos, siendo SH 4 el de mayor valor de su grupo y en cambio SH 5 el de los valores más bajos del grupo de los cerebros pequeños, mostrando así los valores extremos superior e inferior para todo el conjunto de individuos considerado, y pudiendo ser ésta, una diferencia representativa de la variabilidad intraespecífica, o que la diferencia de tamaño se exprese entre otras, en esta región del cerebro.

El resto de variables, como son la altura cerebral, cuerda frontal, expansión parietal-temporal o la anchura de Broca, no indican diferencias extremas en el comportamiento de ambos endocráneos de La Sima de los Huesos frente a otros grupos. Los resultados para estas variables métricas se sitúan dentro de los rangos de valores obtenidos para el resto de la muestra utilizada. Estas diferencias son debidas al tamaño, a la alometría, pero no establecen patrones de desarrollo opuestos entre los dos individuos. Además, cuando fueron analizadas estas variables en los C-scores, presentaban el mismo comportamiento en ambos individuos. Estas ligeras diferencias muestran la variabilidad existente en el grupo al que pertenecen estos dos individuos.

Sintetizando lo más destacable en estos resultados, dentro del grupo de cerebros pequeños, el representante de La Sima de los Huesos tiene la altura cerebral más baja y la anchura de Broca más estrecha (igualada por un ejemplar de humano moderno).

En el grupo de cerebros grandes, el individuo de La Sima de los Huesos, tiene la mayor cuerda frontal, la mayor distancia entre los polos temporales y valores muy altos para la expansión parietal-temporal.

El grupo de los humanos modernos, muestra expansión parietal-temporal como los individuos de La Sima de los Huesos, pero los cerebros modernos tienen alturas cerebrales mayores. Aunque los cerebros modernos son más cortos, tienen valores muy parecidos a La Sima de los Huesos para la proyección del frontal (mbat-rof), y para la altura total (incluye cerebelo). Valores similares muestran los humanos modernos y *H. erectus* para las cuerdas frontal y parietal.

Bruner *et al.*, (2003), señalaban la característica propia del *H. sapiens* de tener una cuerda parietal muy superior, en términos relativos, a cualquier otra especie. En el caso de La Sima de los Huesos, la cuerda parietal es muy reducida en comparación a cualquier otra especie.

Resumiendo, son la cuerda parietal y la anchura occipital las variables métricas que muestran las más claras diferencias entre La Sima de los Huesos y las demás especies consideradas y que no dependen de la capacidad craneal, es decir, que se trataría del desarrollo de dos características que se muestran totalmente independientes del tamaño del cerebro. La localización de la anchura máxima en cambio, al menos en los humanos más modernos, sí depende de su volumen endocraneal.

El comportamiento similar de la mayoría de las variables de ambos individuos de La Sima de los Huesos frente al resto de los endocráneos considerados, descartan la existencia de dos morfotipos en la colección, y que las diferencias que se observan entre los dos ejemplares completos de este yacimiento, son debidas a la alometría provocada por la diferencia en sus volúmenes endocraneales, expresando así la variabilidad intraespecífica del grupo en las regiones donde esa diferencia de tamaño afecta ligeramente al comportamiento en las variables métricas, como son altura cerebral, cuerda frontal, expansión parietal-temporal o la anchura de Broca, o de manera más destacable como son la distancia entre polos temporales y su proyección sobre el lóbulo frontal.

5.4. Índices endocraneales

5.4.1. Introducción y antecedentes

Los índices craneales son normalmente utilizados en Antropología (Cefalometría) para analizar la morfología craneal y clasificar las poblaciones. Los mismos índices pero con medidas endocraneales podrían ser utilizados también con la misma intención. Al menos dos índices pueden ser analizados con los datos que tenemos sobre un conjunto de humanos fósiles y actuales. Haremos una pequeña aportación a los estudios de microcefalia, aprovechando que contamos con medidas de individuos microcéfalos.

5.4.2. Métodos

Según Platzer, (1995) dos de los índices craneales más comunes son:

1. Índice longitud-anchura = anchura máxima del cráneo $\times 100$ / longitud craneal máxima (< 75 Dolicoencéfalo; $75-80$ Mesoencéfalo; > 80 Braquiencéfalo)
2. Índice longitud-altura = distancia vertical entre el basion y el bregma $\times 100$ / longitud craneal máxima (< 70 Platicéfalo; $70-75$ Ortocéfalo; > 75 Hipsicéfalo)

Para definir la morfología endocraneal, hemos utilizado los mismos índices usados sobre los cráneos, pero usando las medidas endocraneales equivalentes.

También los rangos de valores asignados a los cráneos han sido considerados válidos para la relación de las medidas dada en los endocráneos.

Dos índices han sido calculados:

1. Índice longitud-altura = distancia entre el endobasion y el endobregma $\times 100$ / longitud endocraneal máxima = $eb-eba \times 100 / L$

2. Índice longitud-anchura = anchura máxima del endocráneo x100 / longitud endocraneal máxima = MW x100 / L

5.4.3. Material

5.4.3.1. Índice longitud-altura

Los individuos de la muestra original que tienen ambas variables métricas son los siguientes:

Homo sapiens moderno : 10111 , 1490, 1865, 19246, 3663, 3670, 3689, 3691, 3692, 3694, 3699 , 3705, 3775, 1294 bis, 3635, 3661 niño, 3662, 3664, 3666, 3668, 3669, 3671, 3672, 3674 , 3675, 3676, 3677, 3678, 3679, 3682, 3683 , 3686, 3690 , 3701 niño, 3706, 3709, 4362, 9852, 1489, 25027, 3665, 3667, 3673, 3684, 3700, 3702, 3703, 3704, 3707, 3828.

Homo primitivo: KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, KNM-ER 3733, KNM-ER 3883

Homo erectus: Sg 17, Ng 12, Ng 7,

Pleistoceno medio: Petralona, Arago 21+47

La Sima de los Huesos: SH 4, 5 y 11

Homo neanderthalensis: TT

Homo sapiens primitivo: Brno III, JI 2, Prt IV, Prt IX, SINGA, CC

Homo sapiens: SEP 463, SEP 545, SEP 490, SEP 522

5.4.3.2. Índice longitud-anchura

Los individuos de la muestra original que tienen ambas variables métricas son los siguientes:

Homo sapiens moderno: 10111 , 3670, 3699 , 3705, 3775, 1294 bis, 3661 niño, 3662, 3664, 3668, 3671, 3672, 3679, 3701 niño, 3706, 3709, 4362, 3703, 1490, 1865, 19246, 3689, 3692, 3694, 3635, 3666, 3674 , 3675, 3677, 3678, 3683 , 3686, 3690 , 9852, 3667, 3673, 3702, 3704, 3707, 3828, 3663, 3691, 3669, 3676, 3682, 1489, 25027, 3665, 3684, 3700.

Homo primitivo: KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, KNM-ER 3733, KNM-ER 3883, KNM-WT 15000, D2280, D2282

Homo erectus : Sg 2, Sg 17, Sg 38, Sg 12, ZKD XI, ZKD III, ZKD X , ZKD XII , Ng 1 , Ng 11, Ng 12, Ng 6, Ng 7, Sambungmacan 3, Trinil 2

Pleistoceno medio: Petralona, Kabwe, Arago 21+47

La Sima de los Huesos: SH 4, 5, 6, 7, 9, 11, 14, 15, 16, 17

***Homo neanderthalensis*:** Eh, LCh, LF, LM, TT, La Quina 5, Neandertal

***Homo sapiens* primitivo:** Brno III, JI 2, Prt IV, Prt IX, Prt X, SINGA, Skhul I, JI I, Cro-Magnon 3

***Homo sapiens*:** SEP 463, 545, 490, 522

5.4.3.3. Aportación a los estudios de microcefalia en relación con LB1

Nuestra base de datos, cuenta con algunos individuos microcéfalos. Estos datos se han utilizado para explorar ligeramente un extraño caso en la evolución humana. El ejemplar LB1, de la especie denominada *Homo floresiensis*, fue descrito como una nueva especie por (Falk *et al.*, 2005) pero ha sido considerado como microcéfalo por otros autores.

Microcéfalos 29233, 29229, 05740, 29234, 29236, 29235 y el fósil LB1.

5.4.4. Resultados y discusión

5.4.4.1. Índice longitud-altura

altura-longitud

Valor	Término científico	Significado
< 70	<i>Platiencéfalo</i>	Cerebro bajo
70-75	<i>Ortoencéfalo</i>	Cerebro normal
> 75	<i>Hipsiencéfalo</i>	Cerebro alto

Tabla 5.25. Valores para la clasificación de los endocráneos por el índice altura/longitud

	Valor índice altura-longitud	Descripción
<i>Homo sapiens</i> moderno		
Humano moderno 10111	82	Hipsiencéfalo
Humano moderno 1490	77	Hipsiencéfalo
Humano moderno 1865	77	Hipsiencéfalo
Humano moderno 19246	78	Hipsiencéfalo
Humano moderno 3663	80	Hipsiencéfalo
Humano moderno 3670	77	Hipsiencéfalo
Humano moderno 3689	77	Hipsiencéfalo
Humano moderno 3691	77	Hipsiencéfalo
Humano moderno 3692	78	Hipsiencéfalo
Humano moderno 3694	81	Hipsiencéfalo
Humano moderno 3699	79	Hipsiencéfalo
Humano moderno 3705	76	Hipsiencéfalo
Humano moderno 3775	77	Hipsiencéfalo
Humano moderno 1294 bis	72	Ortoencéfalo
Humano moderno 3635	71	Ortoencéfalo
Humano moderno 3661 niño	71	Ortoencéfalo
Humano moderno 3662	73	Ortoencéfalo
Humano moderno 3664	71	Ortoencéfalo
Humano moderno 3666	74	Ortoencéfalo
Humano moderno 3668	72	Ortoencéfalo
Humano moderno 3669	72	Ortoencéfalo
Humano moderno 3671	71	Ortoencéfalo
Humano moderno 3672	71	Ortoencéfalo
Humano moderno 3674	72	Ortoencéfalo
Humano moderno 3675	75	Ortoencéfalo
Humano moderno 3676	75	Ortoencéfalo
Humano moderno 3677	70	Ortoencéfalo
Humano moderno 3678	72	Ortoencéfalo
Humano moderno 3679	70	Ortoencéfalo
Humano moderno 3682	73	Ortoencéfalo
Humano moderno 3683	72	Ortoencéfalo
Humano moderno 3686	72	Ortoencéfalo
Humano moderno 3690	71	Ortoencéfalo
Humano moderno 3701 niño	71	Ortoencéfalo
Humano moderno 3706	73	Ortoencéfalo
Humano moderno 3709	71	Ortoencéfalo
Humano moderno 4362	74	Ortoencéfalo
Humano moderno 9852	70	Ortoencéfalo
Humano moderno 1489	67	Platiencéfalo
Humano moderno 25027	66	Platiencéfalo
Humano moderno 3665	68	Platiencéfalo

Humano moderno 3667	69	Platiencéfalo
Humano moderno 3673	69	Platiencéfalo
Humano moderno 3684	66	Platiencéfalo
Humano moderno 3700	65	Platiencéfalo
Humano moderno 3702	69	Platiencéfalo
Humano moderno 3703	68	Platiencéfalo
Humano moderno 3704	67	Platiencéfalo
Humano moderno 3707	67	Platiencéfalo
Humano moderno 3828	63	Platiencéfalo

Tabla 5.26. Clasificación de los endocráneos del conjunto de humanos actuales según el índice altura/longitud

	Valor índice altura-longitud	Descripción
<i>Homo primitivo</i>		
KNM-ER 1470	70	Ortoencéfalo
KNM-ER 1813	66	Platiencéfalo
KNM-ER 3733	66	Platiencéfalo
KNM-ER 3883	60	Platiencéfalo
<i>Homo erectus</i>		
Sg 17	59	Platiencéfalo
Ng 12	66	Platiencéfalo
Ng 7	64	Platiencéfalo
Pleistoceno medio		
Petralona	77	Hipsiencéfalo
Arago 21+47	62	Platiencéfalo
<i>Homo neanderthalensis</i>		
TT	69	Platiencéfalo
<i>Homo sapiens primitivo</i>		
Brno III	68	Platiencéfalo
JI 2	58	Platiencéfalo
Prt IV	70	Ortoencéfalo
Prt IX	63	Platiencéfalo
SINGA	67	Platiencéfalo
CC	68	Platiencéfalo
<i>Homo sapiens</i>		
SEP 463	69	Platiencéfalo
SEP 545	73	Ortoencéfalo
SEP 490	71	Ortoencéfalo
SEP 522	72	Ortoencéfalo

Tabla 5.27. Clasificación del conjunto de endocráneos del registro fósil según el índice altura/longitud

	Valor índice altura-longitud	Descripción
La Sima de los Huesos		
SH 4	65	Platiencéfalo
SH 5	69	Platiencéfalo
SH 11	69	Platiencéfalo

Tabla 5.28. Clasificación del conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos según el índice altura/longitud

En el conjunto de humanos modernos, hay representación de todas las formas endocraneales (tabla 5.26.). La forma endocraneal con mayor representación es la ortoencéfala (la mitad del conjunto), seguida de la hipsiencéfala, y la de menos representación es la platiencéfala. La platiencéfala podría considerarse como una anormalidad por el bajo número de individuos que encajarían en ella, o como parte de la variabilidad, que destaca por ser muy elevada en estas poblaciones de humanos más modernos.

Como vemos, la que menor representación tiene en el conjunto de humanos modernos (cerebro platiencéfalo) es la que parece dominar en todos los grupos fósiles (tabla 5.27.), donde encontramos alguna excepción como KNM-ER 1470 (un poco más alto que los demás de su grupo), Petralona (cerebro muy alto respecto de los demás fósiles), y Predmost IV (que también es un poco más alto que los demás de su grupo).

La platiencéfala resulta característica de los *Homo erectus*, confirmando también otros resultados obtenidos en trabajos anteriores (Bruner *et al.*, 2005). También lo destacan Broadfield *et al.*, (2001): Una bóveda craneal larga y baja, caracteriza a Sangirán 2, Sangirán 12, y los demás endocráneos Indonesios conocidos de esta región, excepto Sambungmacan 3.

El único Neandertal que permanece en este estudio Teshik Tash ha resultado platiencéfalo igualmente. Otros Neandertales alcanzan también un alto nivel de platiencéfala según Bruner *et al.*, (2004) y Bruner & Manzi (2008), a pesar de ser una característica de grupos más primitivos. Este rasgo se ve también en su forma externa, y algunos autores definen la morfología de los neandertales como platicéfalos, o que muestran mayor platicéfala que los humanos modernos (Boule & Anthony, 1917).

El conjunto de *Homo sapiens* primitivo también presenta esta condición. Solamente el pequeño grupo de *Homo sapiens* más actual (SEP) mostrarán la forma endocraneal más representada en el conjunto de humanos modernos (ortoencéfala).

Por tanto tener un cerebro platiencefalo parece ser una condición arcaica que se mantiene a lo largo de la evolución humana, aunque en todos los grupos haya excepciones que forman parte de la variabilidad. Esta es una idea que ya se había señalado sobre las formas craneales (Manzi *et al.*, 2000) y que confirmamos también para los endocráneos.

Los tres individuos de La Sima de los Huesos (tabla 5.28.) también van a mostrar la forma endocraneal platiencefala, y por tanto mantienen una forma endocraneal primitiva.

5.4.4.2. Índice longitud-anchura

anchura-longitud

Valor	Término científico	Significado
< 75	<i>Dolicoencéfalo</i>	Cerebro largo
75-80	<i>Mesoencéfalo</i>	Cerebro medio
> 80	<i>Braquiencefalo</i>	Cerebro corto

Tabla 5.29. Clasificación de los endocráneos por el índice anchura/longitud

	Valor índice anchura-longitud	Descripción
<i>Homo sapiens</i> moderno		
Humano moderno 10111	88	Braquiencefalo
Humano moderno 3670	88	Braquiencefalo
Humano moderno 3699	88	Braquiencefalo
Humano moderno 3705	83	Braquiencefalo
Humano moderno 3775	84	Braquiencefalo
Humano moderno 1294 bis	83	Braquiencefalo
Humano moderno 3661 niño	82	Braquiencefalo
Humano moderno 3662	88	Braquiencefalo
Humano moderno 3664	91	Braquiencefalo
Humano moderno 3668	82	Braquiencefalo

Humano moderno 3671	81	Braquicéfalo
Humano moderno 3672	83	Braquicéfalo
Humano moderno 3679	89	Braquicéfalo
Humano moderno 3701 niño	92	Braquicéfalo
Humano moderno 3706	90	Braquicéfalo
Humano moderno 3709	86	Braquicéfalo
Humano moderno 4362	82	Braquicéfalo
Humano moderno 3703	89	Braquicéfalo
Humano moderno 1490	79	Mesoencéfalo
Humano moderno 1865	75	Mesoencéfalo
Humano moderno 19246	80	Mesoencéfalo
Humano moderno 3689	76	Mesoencéfalo
Humano moderno 3692	79	Mesoencéfalo
Humano moderno 3694	80	Mesoencéfalo
Humano moderno 3635	78	Mesoencéfalo
Humano moderno 3666	76	Mesoencéfalo
Humano moderno 3674	77	Mesoencéfalo
Humano moderno 3675	75	Mesoencéfalo
Humano moderno 3677	77	Mesoencéfalo
Humano moderno 3678	79	Mesoencéfalo
Humano moderno 3683	75	Mesoencéfalo
Humano moderno 3686	80	Mesoencéfalo
Humano moderno 3690	75	Mesoencéfalo
Humano moderno 9852	78	Mesoencéfalo
Humano moderno 3667	76	Mesoencéfalo
Humano moderno 3673	78	Mesoencéfalo
Humano moderno 3702	75	Mesoencéfalo
Humano moderno 3704	76	Mesoencéfalo
Humano moderno 3707	79	Mesoencéfalo
Humano moderno 3828	76	Mesoencéfalo
Humano moderno 3663	69	Dolicoencéfalo
Humano moderno 3691	70	Dolicoencéfalo
Humano moderno 3669	71	Dolicoencéfalo
Humano moderno 3676	72	Dolicoencéfalo
Humano moderno 3682	70	Dolicoencéfalo
Humano moderno 1489	74	Dolicoencéfalo
Humano moderno 25027	71	Dolicoencéfalo
Humano moderno 3665	66	Dolicoencéfalo
Humano moderno 3684	72	Dolicoencéfalo
Humano moderno 3700	66	Dolicoencéfalo

Tabla 5.30. Clasificación de los endocráneos del conjunto de humanos actuales según el índice anchura/longitud

	Valor índice anchura-longitud	Descripción
<i>Homo primitivo</i>		
KNM-ER 1470	84	Braquiencéfalo
KNM-ER 1813	75	Mesoencéfalo
KNM-ER 3733	86	Braquiencéfalo
KNM-ER 3883	81	Braquiencéfalo
KNM-WT 15000	75	Mesoencéfalo
D2280	80	Mesoencéfalo
D2282	73	Dolicoencéfalo
<i>Homo erectus</i>		
Sg 2	82	Braquiencéfalo
Sg 17	81	Braquiencéfalo
Sg 38	81	Braquiencéfalo
Sg 12	81	Braquiencéfalo
ZKD XI	75	Mesoencéfalo
ZKD III	77	Mesoencéfalo
ZKD X	74	Dolicoencéfalo
ZKD XII	77	Mesoencéfalo
Ng 1	80	Mesoencéfalo
Ng 11	79	Mesoencéfalo
Ng 12	75	Mesoencéfalo
Ng 6	78	Mesoencéfalo
Ng 7	81	Braquiencéfalo
Sambungmacan 3	79	Mesoencéfalo
Trinil 2	79	Mesoencéfalo
Pleistoceno medio		
Petralona	86	Braquiencéfalo
Kabwe	79	Mesoencéfalo
Arago 21+47	76	Mesoencéfalo

Tabla 5.31. Clasificación del conjunto de endocráneos del registro fósil según el índice anchura/longitud

	Valor índice anchura-longitud	Descripción
<i>Homo neanderthalensis</i>		
Eh	71	Dolicoencéfalo
LCh	80	Mesoencéfalo
LF	82	Braquiencéfalo
LM	75	Mesoencéfalo
TT	79	Mesoencéfalo
La Quina 5	74	Dolicoencéfalo
Neandertal	79	Mesoencéfalo

<i>Homo sapiens primitivo</i>		
Brno III	72	Dolicoencéfalo
JI 2	74	Dolicoencéfalo
Prt IV	75	Mesoencéfalo
Prt IX	75	Mesoencéfalo
Prt X	78	Mesoencéfalo
SINGA	86	Braquiencéfalo
Skhul I	70	Dolicoencéfalo
JI I	82	Braquiencéfalo
Cro-Magnon 3	77	Mesoencéfalo
<i>Homo sapiens</i>		
SEP 463	75	Mesoencéfalo
SEP 545	81	Braquiencéfalo
SEP 490	80	Mesoencéfalo
SEP 522	77	Mesoencéfalo

Tabla 5.31. (continuación) Clasificación del conjunto de endocráneos del registro fósil según el índice anchura/longitud

	Valor índice anchura-longitud	Descripción
La Sima de los Huesos		
SH 4	84	Braquiencéfalo
SH 5	81	Braquiencéfalo
SH 6	77	Mesoencéfalo
SH 7	78	Mesoencéfalo
SH 9	78	Mesoencéfalo
SH 11	81	Braquiencéfalo
SH 14	82	Braquiencéfalo
SH 15	84	Braquiencéfalo
SH 16	78	Mesoencéfalo
SH 17	79	Mesoencéfalo

Tabla 5.32. Clasificación del conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos según el índice altura/longitud

En el conjunto de humanos modernos (tabla 5.30.), hay representación de todas las formas endocraneales. La forma endocraneal con mayor representación es la Mesoencefalia (casi la mitad del conjunto), seguida de la Braquiencefalia por un número muy próximo, y la de menos representación es la Dolicoencefalia.

Autores como Kidder & Durband (2004) nos hablan de la exclusividad del patrón métrico craneal de la población de Zhoukoudian, a diferencia de los *Homo erectus* africanos (*Homo ergaster* para otros autores) e Indonesios. La diferencia en la morfología craneal obedecería a una variación racial de adaptación a un ambiente más frío dentro de la estructura poblacional del Pleistoceno medio del este de Asia, y no a un patrón geográfico ni a una variación temporal.

Esto se puede apreciar también en los endocráneos (tabla 5.31.), ya que la braquicefalia es la forma endocraneal más representada en el conjunto de *Homo erectus* de Sangirán (Indonesios) y los *Homo erectus* africanos u *Homo ergaster*, a diferencia de la mesoencefalia más representada en el conjunto de Zhoukoudian.

Ya los *Homo erectus* Indonesios más modernos se estrechan adquiriendo así mesoencefalia.

Kidder & Durband (2004) establecen que hay una tendencia hacia la braquicefalia craneal en áreas más frías, o la apreciación de un gradiente en la morfología craneal desde el norte al sur del este de Asia (Beals *et al.*, 1983; Wolpoff 1999).

Nuestros resultados indicarían, que la morfología cerebral se diferencia de la craneal externa, y que la braquicefalia se da en poblaciones primitivas, tendiendo hacia una mesoencefalia en poblaciones asiáticas desde el Pleistoceno medio. Es decir, sería el cráneo en su componente externo el que sufriría las adaptaciones al frío que destacan Kidder & Durband (2004).

Los *Homo neanderthalensis* muestran mesoencefalia en su mayoría. Dos individuos que se corresponden con los de menor tamaño menor volumen endocraneal- Ehringsdorf y La Quina 5- tienen valores inferiores siendo dolicoencéfalos.

Los *Homo sapiens* primitivos, muestran gran variedad teniendo representadas todas las morfologías. Las mayoritarias son mesoencefalia y dolicoencefalia, con algún braquicéfalo.

Los *Homo sapiens* de Sepúlveda, al igual que el conjunto de *Homo sapiens* moderno son en su mayoría mesoencéfalos.

La mesoencefalia parece ser la forma endocraneal más común desde los humanos más primitivos hasta los más modernos, seguido en importancia por la braquicefalia, muy presente también en todas las poblaciones y grupos humanos analizados.

En los ejemplares de La Sima de los Huesos estas son las formas más comunes también (tabla 5.32.), estando igualmente representadas en el conjunto analizado.

Destacar que la mayoría de los mesoencéfalos son subadultos.

5.4.4.3. Aportación a los estudios de microcefalia en relación con LB1

	Anchura/long		Altura/long	
Microcéfalo 29236	103,05	<i>Braquiencéfalo</i>	90,82	<i>Hipsiencéfalo</i>
Microcéfalo 29235	100.56	<i>Braquiencéfalo</i>	98.30	<i>Hipsiencéfalo</i>
Microcéfalo 29234	83.26	<i>Braquiencéfalo</i>	94.16	<i>Hipsiencéfalo</i>
Microcéfalo niño 05740	79.33	<i>Braquiencéfalo</i>	83.47	<i>Hipsiencéfalo</i>
Microcéfalo 29229	107.18	<i>Braquiencéfalo</i>	96.13	<i>Hipsiencéfalo</i>
Microcéfalo 29233	80.16	<i>Braquiencéfalo</i>	77.68	<i>Hipsiencéfalo</i>
LB1	86	<i>Braquiencéfalo</i>	68	<i>Platiencéfalo</i>

Tabla 5.33. Clasificación del conjunto de endocráneos microcéfalos y LB1 según los índices de altura/longitud y anchura/longitud.

El cálculo de los índices neurocraneales de estos individuos microcéfalos (de nuestra base de datos), nos dan las mismas clasificaciones morfológicas en ambos índices para todos ellos (tabla 5.33.). La misma combinación de patrones morfológicos (Braquiencéfalo e Hipsiencéfalo) se ha obtenido en 5 de los 50 humanos modernos de la muestra utilizada (10111, 3699, 3670, 3705, 3775) y solo en un endocráneo fósil (Petalona).

En cambio LB1, muestra una clasificación diferente en el índice de la altura/longitud, y además con un valor muy lejos del calculado para todos los demás microcéfalos.

La misma combinación de patrones morfológicos (Braquiencéfalo y Platiencéfalo) se ha obtenido solamente en 1 de los 50 humanos modernos de la muestra utilizada (3703) pero se observa en varios individuos fósiles (KNM-ER 3733, KNM-ER 3883, Sg 17, Ng 7, SH 4, SH 5, SH 11, Singa), por tanto parece mostrar una combinación de índices que se ha dado en varios individuos fósiles a lo largo de la evolución humana, por lo que podría ser un patrón primitivo.

Si LB1 es microcéfalo, entonces esta microcefalia muestra un comportamiento ligeramente diferente a los microcéfalos de nuestro conjunto, o podría ser un tipo de microcefalia diferente.

5.5. Conclusiones

- **Variables métricas endocraneales**
- Las variables endocraneales estandarizadas por el volumen endocraneal indican que, en su desarrollo a lo largo del proceso evolutivo del género *Homo*, la mayoría de las diferencias se dan entre los primeros *Homo* y todos los demás grupos humanos.

Los primeros *Homo* y el conjunto de *Homo erectus* presentarían un patrón muy similar de desarrollo en todas las variables. Por su parte, *Homo heidelbergensis*, SH y *Homo neanderthalensis* compartirían también un patrón similar en el desarrollo de sus variables. Entre los neandertales y los *Homo sapiens*, no habría diferencias significativas entre ellos en ninguna variable.

- Las variables métricas endocraneales más independientes han resultado ser la expansión en dirección antero-posterior del frontal (MBAT-ROF) y su cuerda (FC), la anchura occipital (OW) y la cuerda parietal (PC).
- Considerando el conjunto de individuos fósiles, se observan claras diferencias entre los *Homo erectus* indonesios con respecto a los chinos, pero estas diferencias desaparecen al incluir la variabilidad de los humanos actuales.

- Los endocráneos de La Sima de los Huesos muestran un mosaico de caracteres, algunos primitivos que los hacen encajar dentro de la variabilidad mostrada por *Homo erectus* y otros ya más evolucionados que los aproximan a los neandertales, a pesar de que unidos son un conjunto bastante heterogéneo a razón de los resultados estadísticos.
- Los individuos del Pleistoceno medio (*Homo heidelbergensis*) han mostrado una gran y extrema variabilidad que hace necesaria la revisión de la inclusión de todos ellos en una misma especie.
- **Reorganización cerebral en el registro fósil.**
- Una vez eliminado el factor tamaño de manera estadística, se destaca la implicación de cada variable en la forma de los endocráneos, y observamos que los individuos de La Sima de los Huesos y el grupo de neandertales van a compartir el mismo comportamiento en un conjunto de 6 variables, pero son contrarios en las restantes 5 variables. Estos resultados apoyarían una idea previa acerca de que el grupo humano de La Sima de los Huesos es suficientemente diferente de *H. neanderthalensis* como para ser considerado un taxón independiente dentro del mismo linaje.
- La organización cerebral que se observa en los individuos de La Sima de los Huesos, (con implicaciones en el comportamiento que se asemeja a los neandertales) ya estaría presente en el linaje neandertal hace unos 430k, Y habría permitido el desarrollo de grandes cerebros al final del Pleistoceno final de Europa, hecho que no sucede en los individuos del Pleistoceno final de Asia.
- **El problema de la alometría**
- Las grandes diferencias mostradas por Broken Hill respecto del conjunto de La Sima de los Huesos, apoyan una idea previa de no incluir a este individuo dentro de la misma línea filogenética que a los individuos de La Sima de los Huesos. Los resultados obtenidos indicarían una posición filogenética más cercana a *Homo sapiens* que al linaje neandertal.

- En cambio Petralona, con un comportamiento más próximo a los ejemplares de La Sima de los Huesos sí podrían ser considerados dentro de una misma línea filogenética.
- Las aparentes diferencias observadas en la forma de los endocráneos 4 y 5 de La Sima de los Huesos son debidas a la alometría provocada por la diferencia en sus volúmenes endocraneales. Las leves diferencias que se observan entre ellos una vez eliminado el factor tamaño, no son lo suficientemente importantes como para considerar que haya más de un morfotipo en el grupo, y éstas pueden ser debidas a un ligero dimorfismo sexual o formar parte de la variabilidad intraespecífica.
- Una cuerda parietal muy pequeña y una anchura occipital muy grande son dos rasgos que caracterizan a los endocráneos más completos de La Sima de los Huesos frente a otros fósiles humanos, y no dependen de la capacidad craneal, es decir que son independientes del tamaño del cerebro.

- **Índices endocraneales**

- La mesoencefalia y la braquiencefalia son las formas endocraneales más comunes en todos los grupos humanos. En los ejemplares de La Sima de los Huesos estas son las formas más comunes también, estando igualmente representadas en el conjunto analizado. Además los individuos de La Sima de los Huesos van a mostrar la forma endocraneal platiencefala, y por tanto mantienen una forma endocraneal primitiva.
- La combinación de índices endocraneales calculado para el fósil LB1 podría estar representando un patrón primitivo presente en otros fósiles, pero no en humanos actuales ni en otros microcéfalos, descartando por tanto una posible microcefalia o modificación desde un patrón moderno y aproximando a LB1 a otras especies fósiles anteriores.

Capítulo 6.

Estimación de los volúmenes endocraneales y encefalización

6.1. Introducción y antecedentes

El dato que nos proporciona el volumen endocraneal es una información que se considera valiosa e importante en el estudio de la evolución humana. El tamaño del cerebro ha sufrido modificaciones desde los primeros *Homo*, y esas modificaciones se han relacionado con la adquisición de ciertas capacidades cognitivas. Éstas capacidades cognitivas serían responsables del diferente comportamiento y desarrollo tecnológico de los distintos grupos humanos a lo largo de su proceso evolutivo (Schoenemann *et al.*, 2000; Coqueugniot *et al.*, 2004; Coward & Gamble, 2008).

El volumen endocraneal es, por ello, uno de los primeros datos que se calculan y que se tienen en consideración cuando se aborda el estudio de un cráneo fósil.

Conocer el volumen endocraneal de un individuo, es importante para:

- Tener un valor aproximado del peso del cerebro.

Los volúmenes endocraneales son algo superiores al volumen real del cerebro en vivo, ya que el volumen endocraneal incluye el volumen ocupado también por las meninges, el fluido cerebro-espinal y los nervios craneales. Según Holloway *et al.* (2009) el volumen endocraneal es alrededor del 8-12% superior al volumen real del cerebro.

Los volúmenes endocraneales nos ayudan a conocer el incremento de tamaño que sufre el encéfalo a lo largo de la evolución humana.

- Realizar el cálculo del cociente de encefalización.

Para realizar este cálculo, se consideran la masa cerebral y la masa corporal, por lo que necesitamos contar con datos que nos proporcionan restos post-craneales. Si la muestra lo posibilita, tendremos la fortuna de contar con el rango de valores de una población o especie, que favorecerá el estudio comparativo a nivel evolutivo.

La mayor parte de los endocráneos del yacimiento de La Sima de los Huesos están incompletos. Hasta el momento, como ya se ha dicho a lo largo de este trabajo, solo contamos con dos endocráneos totalmente completos en esta colección. Éstos son los endocráneos de los cráneos 4 y 5, y son los únicos que nos dan un volumen endocraneal seguro, cuyo valor se ha tomado directamente de la información proporcionada por el software MIMICS, utilizado para llevar a cabo su reconstrucción a partir de las tomografías (ver Capítulo 3. Métodos).

Las capacidades endocraneales virtuales obtenidas son de 1360 cc para SH 4 y 1092 cc para SH 5. Estos valores resultan ser un poco inferiores a los calculados con anterioridad, rellenando los cráneos con semillas de mijo, que fueron 1390 cc para SH 4 y 1125 cc para SH 5 (Arsuaga *et al.*, 1993, 1997b, Lorenzo *et al.*, 1998) pero muy similares a los volúmenes obtenidos en las mallas tridimensionales reconstruidas y descritas en Arsuaga *et al.*, (2001), siendo 1370 cc para SH 4 y 1091 cc para SH 5. Una última reconstrucción, en la que se ha tenido especial cuidado en eliminar voxels que no pertenecieran a la superficie endocraneal, ha dado como resultado los valores anteriormente citados de 1360 cc para SH 4 y 1092 cc para SH 5.

El volumen endocraneal del individuo juvenil SH 6, fue estimado con anterioridad en base a comparaciones métricas con los dos individuos adultos. El resultado fue de 1100 cc. Este cráneo sufrió una reconstrucción posterior, y una nueva estimación de volumen de 1220 cc fue calculada (Arsuaga *et al.*, 2001).

Las diferencias que se observan en los resultados obtenidos de manera física y virtual, no son exclusivas de este trabajo. Muchos otros investigadores han detectado variaciones en el volumen endocraneal calculado usando ambas metodologías (Falk *et al.*, 2000; Seidler *et al.*, 1997; Conroy *et al.*, 1998; Schoenemann *et al.*, 2007). Probablemente, forámenes y otras cavidades se rellenan en el proceso físico y por eso los valores son frecuentemente un poco más elevados.

6.1.1. Métodos de obtención de los volúmenes endocraneales.

Los métodos para calcular el volumen endocraneal han sido muchos y variados a lo largo del tiempo. Generalmente en el pasado se han obtenido mediante procedimientos físicos (mecánicos) que conllevan la manipulación del cráneo. Esa manipulación requiere en ocasiones del uso de productos químicos que indudablemente dañan al fósil, originando una alteración y desgaste sobre él. En la actualidad, y con el desarrollo de la antropología virtual (ver Capítulo 3. Metodología), se ha desarrollado una forma totalmente no invasiva para calcular el volumen endocraneal con procedimiento informáticos (virtuales).

El volumen endocraneal puede obtenerse directamente sobre el cráneo o bien utilizando moldes de la cavidad endocraneal- lo que ya conocemos como endocráneos- pero en este caso se requiere de un proceso previo para la obtención o reconstrucción de ese molde endocraneal.

6.1.1.1. Obtención de los volúmenes endocraneales sobre cráneo

6.1.1.1.1. Método físico

6.1.1.1.1.1. Cráneo completo

6.1.1.1.1.1.1. Medición directa del volumen endocraneal

En la medición directa se calcula el volumen utilizando la propia cavidad endocraneal. Para usar este método, se procede a tapar todos los agujeros y forámenes del cráneo que tengan entrada y salida desde el neurocráneo. Una vez tapados, se rellena la cavidad endocraneal con semillas (generalmente de mijo, mostaza o sésamo), u otro tipo de partículas de pequeño tamaño como perdigones o perlas de vidrio. Una vez que se ha rellenado totalmente la cavidad endocraneal, se vacía recogiendo en un recipiente todas esas partículas, y luego se determina el volumen de ese material que ha quedado contenido (Kubo *et al.*, 2008; Sahin, 2012; Shepur *et al.*, 2014...)

El problema con este método es que se puede sobreestimar el volumen si no se cubren bien los forámenes, o se puede subestimar, si las partículas no rellenan bien los huecos del interior del cráneo. De Sousa & Wood (2006) denominan a este procedimiento *Packing method* si se usan materiales sólidos para rellenar la cavidad endocraneal, y *Filling method* si el material utilizado es fluido y no sólido.

6.1.1.1.1.2. Medición indirecta del volumen endocraneal

En la medición indirecta se utilizan fórmulas que combinan indicadores lineales ecto y endocraneales extrapolando el resultado.

Varias fórmulas se han sugerido para estimar el volumen endocraneal desde dimensiones lineales de la cavidad endocraneal.

De Sousa & Wood (2006) relatan cómo MacKinnon *et al.* (1956) compararon medidas lineales de la cavidad craneal tomadas de imágenes radiográficas con capacidades endocraneales calculadas con semillas de mostaza en 52 humanos modernos y diseñaron la siguiente fórmula, que predice el volumen endocraneal con un error de 0.62% (0.87 cc en un endocráneo de 1400 cc):

$V = 0.51 [1/2(LHW - LBW)]$ (L= longitud desde polo frontal a occipital; W= anchura máxima; B= distancia bregma-basion; H= distancia vértex-parte más inferior del cerebelo)

Pero hay que tener en cuenta que los cráneos de los humanos modernos, son muy diferentes a aquellos de algunas especies humanas fósiles. Por esto De Sousa & Wood (2006) indican que Holloway (1973, p. 450) aplicó esta fórmula pero cambiando 0.51 por *f*. Según Holloway *et al.*, (2004) *f* es un coeficiente específico para cada taxón.

A pesar de la relación que existe entre el desarrollo del cerebro y el cráneo (Enlow & Hans, 1996; Bruner 2003), Simmons (1942) encontró que los cráneos con medidas perimétricas externas similares tenían diferente capacidades internas y Wickett *et al.* (1994) encontraron que las mediciones del perímetro de la cabeza no estaban significativamente correlacionadas con el tamaño total del cerebro (De Sousa & Wood, 2006) por lo que no es aconsejable calcular el volumen endocraneal a partir de mediciones exocraneales.

6.1.1.1.2. Cráneo incompleto

Si lo que tenemos son restos craneales de un cráneo incompleto, una vez ensamblados se procede reconstruyendo las partes perdidas a partir de lo que tengamos conservado del mismo individuo en la región homóloga, o utilizando la morfología de otros cráneos del mismo taxón. Para ello se puede utilizar plastilina u otros materiales que confieran rigidez a la reconstrucción.

A partir de aquí se hace igual que en los métodos vistos para el cráneo completo, siempre teniendo en cuenta que la estimación del volumen endocraneal que se haga tendrá un margen mayor de error.

6.1.1.1.2. Método virtual

La aplicación de tecnología informática sobre restos craneales para el cálculo del volumen endocraneal, nos obliga a reconstruir el endocráneo que es el objeto que nos proporciona dicha información. Esta metodología será explicada en el apartado 6.2.2.2. donde desarrollamos este método aplicado al endocráneo.

6.1.1.2. Obtención de los volúmenes endocraneales sobre endocráneo.

6.1.1.2.1. Método físico

Para obtener el volumen de un endocráneo físico (molde) tanto completo como incompleto, debemos primero obtener ese endocráneo a partir de un cráneo original o de las partes craneales con las que contemos. Para ello se procede a proteger la pared interna del cráneo con una sustancia que lo impermeabilice, y se introduce látex líquido (generalmente), que a lo largo del proceso de enfriamiento va adquiriendo la forma de la pared endocraneal sobre la que se ha depositado (Radinsky, 1968). Luego se retira cuidadosamente, y se usa posteriormente como molde para obtener una copia manipulable del interior del cráneo, que será fabricada en escayola u otros productos que le confieran rigidez.

6.1.1.2.1.1. Endocráneo completo

6.1.1.2.1.1.1. Medición del volumen por desplazamiento de agua.

El endocráneo físico pasa a ser objeto del Principio de Arquímedes, que afirma que “todo cuerpo sumergido en un fluido experimenta un empuje vertical y hacia arriba igual al peso de fluido desalojado”. Se introduce el molde endocraneal en una cubeta con agua y se pesa el agua desplazada por el endocráneo. Como el agua tiene gravedad específica igual a 1, el peso del agua desplazada será igual que el volumen del objeto sumergido.

Holloway *et al.*, (2004) consideran este método inseguro, teniendo en cuenta los meniscos causados por la tensión del agua. Y según De Sousa & Wood (2006), los volúmenes medidos usando endocráneos físicos podrían subestimar el verdadero volumen, porque el material de los endocráneos puede encoger (Gingerich & Martin, 1981; Broadfield *et al.*, 2001).

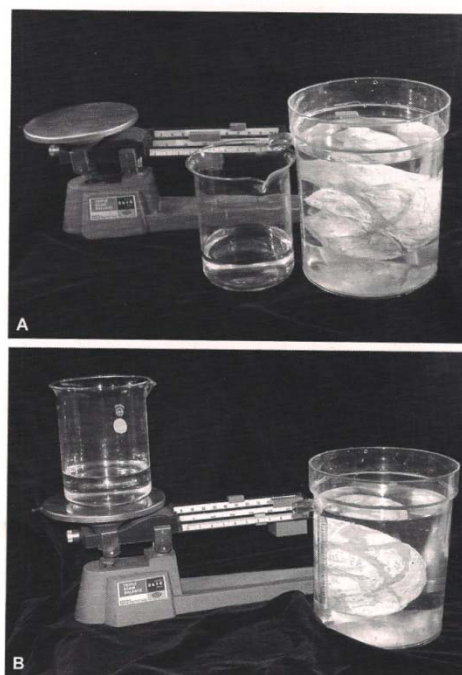


Figura 6.1. Método de estimación de volumen endocraneal por desplazamiento de agua (Holloway *et al.*, 2004)

6.1.1.2.1.1.2. Medición del volumen por diferencia de pesos (agua-aire).

Se pesa el molde en el aire, y se pesa el molde en el agua. La diferencia entre ambos valores resultaría ser el volumen endocraneal. Este método tampoco es muy fiable, y requiere que los moldes estén hechos de materiales no porosos, que los vasos estén completamente limpios y que las balanzas sean muy precisas. (Holloway *et al.* 2004).

6.1.1.2.1.2. Endocráneo incompleto

6.1.1.2.1.2.1. Método del endocráneo parcial.

De Sousa & Wood (2006) consideran aquí el método que desarrolla Tobias (1964, 1971 p. 64) para estimar el volumen endocraneal, y que implica tener un endocráneo completo con volumen endocraneal conocido, reduciéndolo a la anatomía preservada en el fósil de interés y determinando qué proporción del endocráneo completo está representada por el endocráneo incompleto.

Esto da un factor de conversión para estimar el volumen endocraneal completo para el ejemplar del que solo se tiene un endocráneo parcial.

6.1.1.2.1.2.2. Método del endocráneo reconstruido.

De la misma forma que para reconstruir un cráneo incompleto, los endocráneos naturales y sintéticos generalmente son reconstruidos con cera o plastilina para rellenar y reconstruir las áreas perdidas, teniendo en cuenta la morfología de la región homóloga con la que contamos en el mismo individuo, o de endocráneos que pertenezcan al mismo taxón. Al final, debemos asumir que hay simetría completa.

A partir de estas reconstrucciones, se procede a calcular el volumen como ya se ha descrito anteriormente para los cráneos y endocráneos completos.

*Los resultados obtenidos en las reconstrucciones, son **estimaciones** del volumen y por tanto, hay que tratar estos valores con precaución, teniendo en cuenta que no son los valores reales.*

6.1.1.2.2. Método virtual

Como ya se desarrolló en el capítulo 3. de esta tesis, a partir de las imágenes bi-dimensionales obtenidas en los cortes tomográficos, y mediante un proceso no invasivo de reconstrucción virtual (Conroy *et al.*, 1998; Zollikofer *et al.*, 1998; Tobias, 2001; Zollikofer, 2002), se obtiene el molde endocraneal tri-dimensional de manera virtual.

6.1.1.2.2.1. Endocráneo completo

Los programas informáticos utilizados para la reconstrucción virtual de los endocráneos proporcionan directamente la información sobre la superficie y el volumen endocraneal.

En un estudio de Conroy *et al.*, (1998), la diferencia entre las medidas del volumen calculado sobre endocráneos virtuales y las cavidades endocraneales rellenas de semillas de mostaza de los mismos individuos (10 individuos de humanos actuales) dieron como resultado una diferencia del 2%.

6.1.1.2.2.2. Endocráneo incompleto

De Sousa & Wood (2006) indican que para reconstruir individuos incompletos, se utiliza imagen especular de las partes conservadas en el lado opuesto, (e.g., Conroy *et al.*, 2000a), o se escalan partes de otro individuo (e.g., Zollikofer *et al.*, 1998) y se adhieren al original.

Cuando se adhieren partes de otro individuo al endocráneo original, se producen muchas veces distorsiones y problemas a la hora de hacer un buen encaje debido a la triangulación del objeto virtual. Esto hace que el cálculo que el programa informático realiza sobre la superficie y volumen endocraneal muchas veces tenga un elevado error.

6.1.1.2.3. Prototipado

El Prototipado es un proceso de ingeniería inversa a partir del cual se obtienen moldes endocraneales físicos a partir de su reconstrucción virtual. De esta forma tenemos un objeto manipulable físicamente y podrían aplicarse las técnicas explicadas en el punto 6.2.2.1. pero sin hacer daño alguno al fósil original.

Dentro de las técnicas de prototipado más comunes para la obtención de endocráneos físicos a partir de endocráneos virtuales, encontramos la estereolitografía y la impresora 3D.

Más información sobre prototipado:

<https://tfmrimuned.wordpress.com/3dp-zcorp/>

6.1.1.2.3.1. Estereolitografía

La estereolitografía es un proceso de realización rápida de prototipos que utiliza la estratificación para la construcción de un modelo de diseño.

Para esta técnica se necesita un baño de resina fotosensible líquida (fotopolímero que cuando está expuesto a radiación ultra-violeta solidifica), que será polimerizada por un láser UV que se proyecta sobre ella. Este rayo láser, traza cada sección del modelo CAD (representado en el ordenador) sobre la superficie del baño de resina fotopolimérica, materializando así el modelo CAD capa a capa, siguiendo la superficie de la sección y su contorno. Así una vez tengamos el endocráneo virtual en modelo CAD, puede ser creado sobre esta resina obteniéndose así el molde físico.

6.1.1.2.3.2. Impresora 3D

Máquina que realiza impresiones en 3D, creando objetos volumétricos a partir de un diseño hecho por ordenador. Convierte archivos de 2D en prototipos reales o 3D. Utiliza también diversos polímeros como material de impresión. En este caso, se usa un polvo a base de almidón y otro a base de yeso y el rayo láser transfiere energía al polvo haciendo que se polimerice.

La máquina extiende una capa de polvo de la caja de alimentación. Acto seguido se realiza la impresión de una solución de aglutinante sobre el polvo suelto, formando la primera sección transversal.

El aglutinante se deposita en áreas correspondientes a las secciones transversales de la pieza sólida conforme al modelo CAD creado previamente. Este aglutinante mantendrá el polvo fijado mientras que el resto de polvo permanece suelto hasta el final del proceso, sirviendo de apoyo a la pieza en construcción. El prototipo se va generando así capa a capa.

6.2. Material y Método.

Estimación de los volúmenes endocraneales para la colección de La Sima de los Huesos.

Excepto los endocráneos 4 y 5, el resto de ejemplares de La Sima de los Huesos aparecen incompletos. La base del endocráneo, fragmentos del frontal y de la región superior, son las partes perdidas (no recuperadas o encajadas en el cráneo) más comunes dentro de esta colección de fósiles del Pleistoceno medio. (Ver *Estado de conservación* en el Capítulo 2 y figuras-composiciones).

Por lo tanto los neurocráneos de los individuos 4 y 5 son los más completos hasta el momento y son los únicos que nos aportan un volumen endocraneal fiable. Por eso, estos dos endocráneos han sido utilizados para la estimación del volumen endocraneal de todos los demás endocráneos de esta colección en el protocolo que se explica a continuación.

6.2.1. Método de escalado

A partir del *Método del endocráneo parcial* aplicado por Tobias (1971), se ha desarrollado un protocolo para la estimación de los volúmenes endocraneales de los ejemplares incompletos de La Sima de los Huesos, que se basa en el encaje y escalado de los endocráneos y se explica a continuación:

El primer paso es obtener los endocráneos virtuales (reconstrucciones tridimensionales). Una vez obtenidos como ya se ha explicado en el Capítulo 3. *Métodos*, exportamos la malla de datos que forma cada objeto 3D en formato .VRML a otro programa informático de manejo de imágenes tridimensionales (de realidad virtual) llamado 3D StudioMax.

Con cada uno de los endocráneos, actuaremos siguiendo el mismo protocolo.

Sobre cada ejemplar incompleto se han determinado varios puntos de la anatomía cerebral, como polos frontales, occipitales, temporales, punto más proyectado de la región de Broca...etc. dependiendo de las regiones anatómicas que conserve del ejemplar (ver tabla 6.1. y figura 6. 1.).

Estos puntos de la anatomía cerebral se establecen primero sobre la superficie del endocráneo incompleto, y después se localizan sus homólogos en el endocráneo completo (endocráneos 4 y 5).

Estos puntos nos servirán de referencia para el paso siguiente.

Definición de los puntos		Puntos usados como referencia para la estimación de los volúmenes endocraneales	Número asignado
fp	Polo frontal, el punto más proyectado anteriormente de los lóbulos frontales.	Fp izqdo.	1
		Fp dcho.	2
Br	Punto con mayor proyección lateral de la región de Broca (Broca's Cap)	Br izqdo.	3
		Br dcho.	4
tp	Polo temporal; el punto más proyectado anteriormente de los lóbulos temporales.	Tp izqdo.	5
		Tp dcho.	6
lat	Punto más proyectado lateralmente del endocráneo en vista posterior.	Lat izqdo.	7
		Lat dcho.	8
eb	Endobregma; Punto de encuentro de la sutura coronal con el seno sagital. No se corresponde con el límite posterior del lóbulo frontal.	Eb	9
pe	Eminencia parietal endocraneal; punto de inflexión en el parietal que separa las regiones superior y lateral (vertical) del lóbulo parietal.	Pe izqdo.	10
		Pe dcho.	11
op	Polo occipital. Punto más proyectado posteriormente de los lóbulos occipitales.	Op izqdo.	12
		Op dcho.	13
cb	Punto situado en la curvatura máxima del cerebelo.	Cb izqdo.	14
		Cb dcho.	15

Tabla 6.1. Definición de los puntos de referencia utilizados en el protocolo de encaje y escalado de los endocráneos. Descripción de los puntos seleccionados en la superficie endocraneal (ver figura) y los números asignados a los puntos de referencia utilizados para la estimación de los volúmenes endocraneales.

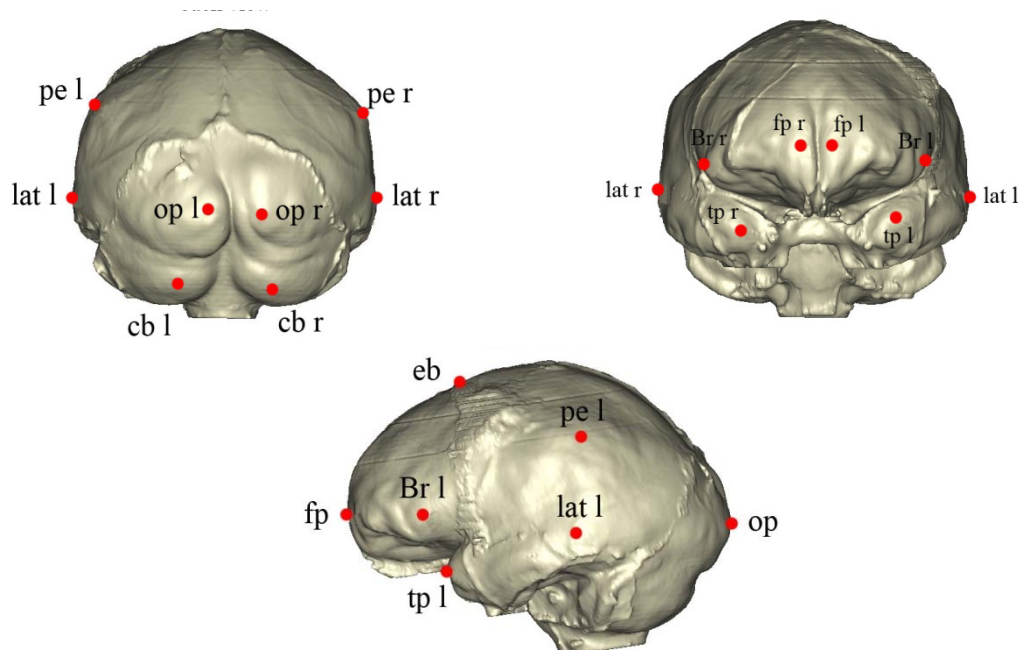


Figura. 6.2. Conjunto total de los puntos anatómicos considerados en el protocolo de encaje y escalado de los endocráneos, dispuestos sobre la superficie del endocráneo 5.

Estos puntos se usan para encajar el endocráneo completo sobre el incompleto y así calcular la estimación de los volúmenes endocraneales de los ejemplares incompletos de la colección.

Cada endocráneo, según lo completo que esté, tendrá más o menos puntos disponibles para el encaje.

Individuo	Puntos utilizados
2	12, 13, 14, 11
3	13, 14, 7, 11, 3
4	1-15
5	1-15
6	1-15
7	1, 2, 3, 4, 8, 11
9	1, 2, 3, 7, 8, 10, 11,
10	3, 4, 5, 6, 9, 10
11	1, 2, 3, 9, 10, 12, 13, 14, 15
12	1, 2, 5, 11
13	1, 2, 3, 4, 6, 8, 11
14	1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 12, 13, 14, 15
15	3, 5, 7, 10, 13
16	1, 2, 3, 4, 6, 12, 13, 15
17	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 14, 15

Tabla 6.2. Puntos de referencia preservados en los moldes endocraneales de SH.

Puntos de referencia utilizados en cada ejemplar de la colección SH. La cantidad de puntos de referencia disponibles en cada ejemplar depende de la integridad total del endocráneo.

Dentro del programa 3DStudio Max donde se cargan los objetos 3d (endocráneos), se marcan los puntos de referencia de anatomía cerebral en ambos ejemplares (incompleto primero y completo después) con un pequeño círculo de un color diferente para cada endocráneo, de modo que nos facilite su posterior reconocimiento visual. Una vez que tenemos localizados en ambos endocráneos (incompleto y completo) los puntos de interés, vamos a encajar ambos endocráneos situando los puntos destacados lo más próximos posible.

Se pone uno sobre otro, y se irá escalando de manera isométrica (para evitar cualquier posible deformación) el endocráneo completo en las tres direcciones del espacio, añadiendo o eliminado volumen según indique la morfología del endocráneo incompleto (que permanece estable), hasta que los puntos marcados en ambos, se aproximen lo máximo posible buscando el mejor ajuste y queden prácticamente fusionadas las dos formas endocraneales.

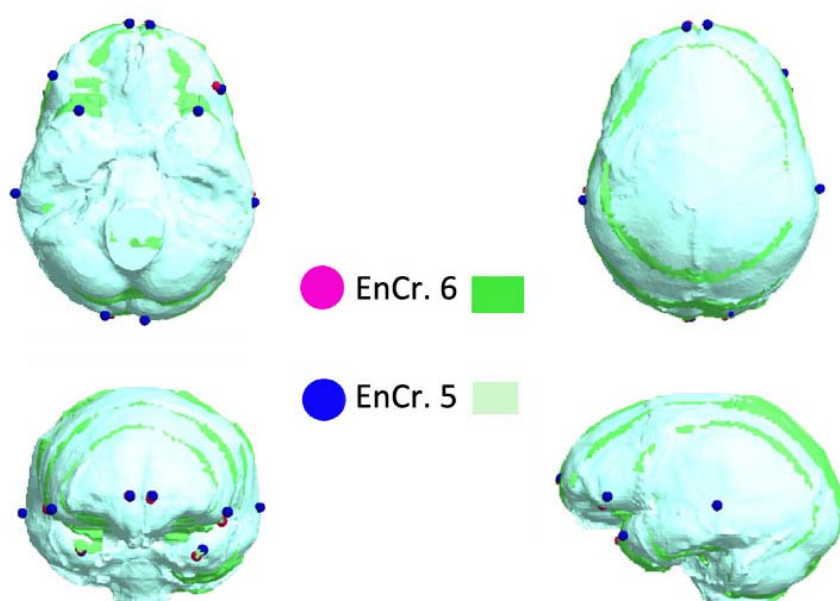


Figura 6.3. Protocolo para la estimación de los volúmenes endocraneal en las muestras incompletas de la colección SH. Esta imagen muestra el endocráneo completo del Cráneo 5 solapando el endocráneo incompleto del cráneo 6. Esta representa el mejor ajuste de los puntos seleccionados en ambos ejemplares, que requiere un incremento del volumen del endocráneo 5 de 1092cc a 1246 cc. Este incremento era necesario para encajar el endocráneo 5 en la morfología del endocráneo 6.

Una vez ajustados de la manera más aproximada posible (el ajuste es aproximado, debido a la propia morfología de cada individuo ya que el cerebro no es un objeto con una morfología regular), comprobamos el nuevo volumen adquirido por el individuo completo (4 ó 5) tras los procesos de escalado, ya que el volumen del endocráneo completo original se habrá modificado siguiendo los requerimientos de la morfología del endocráneo incompleto. Este nuevo volumen será tomado como estimación para el endocráneo incompleto.

El método se aplica a todos los endocráneos incompletos de la misma manera y se hace dos veces con cada uno. Primero usamos el endocráneo 4 y luego el 5. Al utilizar dos endocráneos completos, obtenemos dos valores de volumen estimado para cada individuo incompleto. Estos valores han resultado ser muy similares en algunos casos pero en otros casos, los valores difieren algo más.

Esto va a depender al menos de tres factores:

- lo incompleto que esté el endocráneo
- las transformaciones llevadas a cabo sobre los ejemplares completos para conseguir el mejor encaje sobre el incompleto, hecho que se relaciona con el primer factor.
- La propia morfología de ambos individuos

6.3. Resultados y discusión

A partir de los dos valores de volumen estimado para cada individuo incompleto, calculamos el valor medio de los dos resultados obtenidos. Ese será el volumen final estimado para cada ejemplar incompleto, siempre teniendo en cuenta que no es el valor real, sino una aproximación/estimación.

Ejemplar	Volumen (cc) con EnCr. 4	Volumen (cc) con EnCr. 5	Capacidad craneal. Estimación final	
EnCr. 2	1337	1330	1333.5 ± 3.5 cc	(valor estimado.)
EnCr. 3	1238	1222	1230 ± 8 cc	(valor estimado.)
EnCr. 4	1360	-----	1360 cc	(valor real)
EnCr. 5	-----	1092	1092 cc	(valor real)
EnCr. 6	1204	1246	$1225^* \pm 21$ cc	(valor estimado.)
EnCr. 7	1170	1117	1143.5 ± 26.5 cc	(valor estimado.)
EnCr. 8	1282	1344	1313 ± 31 cc	(valor estimado.)
EnCr. 9	1210	1192	1201 ± 9.5 cc	(valor estimado.)
EnCr. 10	1213	1223	1218 ± 5 cc	(valor estimado.)
EnCr. 11	1081	1034	$1057 \pm 23,5$ cc	(valor estimado.)
EnCr. 12	1228	1227	1227.5 ± 0.5 cc	(valor estimado.)
EnCr. 13	1407	1466	1436.5 ± 29.5 cc	(valor estimado.)
EnCr. 14	1242	1206	$1224^{**} \pm 8$ cc	(valor estimado.)
EnCr. 15	1281	1286	1283.5 ± 0.5 cc	(valor estimado.)
EnCr. 16	1246	1226	1236 ± 10 cc	(valor estimado.)
EnCr. 17	1211	1226	1218 ± 7 cc	(valor estimado.)
Valor promedio del conjunto = 1237.41 cc (valor estimado.)				

Tabla. 6.3. Valores de volumen endocraneal obtenidos tras el proceso de encajado y estimaciones finales de los volúmenes endocraneales de los endocráneos de La Sima de los Huesos.

* similar a los 1220 cc aproximados que se citan en Arsuaga *et al.*, (2001)

** similar a los 1200 cc aproximados que se citan en Gracia *et al.* (2009)

Algunos de estos individuos son subadultos, y su volumen endocraneal directamente estimado quizá no muestre el valor final en la etapa adulta.

Los individuos 6 y 9 se han definido como adolescentes tempranos y sus edades han sido estimadas entre 12,5 y 14,5 años (Arsuaga *et al.*, 1997).

Los individuos 3, 11 y 14 han sido definidos como inmaduros/preadolescentes. (Arsuaga *et al.*, 1997). Concretamente el individuo 14 entre 5 y 12,5 años (Gracia *et al.*, 2009). Consideramos a los 3 individuos con edad inferior a 12,5 años.

Los individuos 7, 10 y 16 se han definido como adolescentes tardíos (Arsuaga *et al.*, 2014). Aunque no hay aún edades concretas estimadas para estos individuos, se van a considerar en la fase siguiente a los individuos 6 y 9 y por tanto con edades superiores a los 14,5 años.

El 95% del volumen total adulto ya se ha alcanzado en la etapa de 7 a 11 años y el 100% ya se tiene alrededor de los 15 según Caviness *et al.*, (1996). Para otros autores el 95% ya se presenta alrededor de los 6 años y el volumen adulto total alcanza el máximo a los 14,5 años en hombres y 11,5 en mujeres (Lenroot & Giedd, 2006).

Es claro el dato de que entre 14,5 a 15 años el cerebro ha alcanzado su volumen total adulto. Por lo tanto los ejemplares 6, 7, 9, 10 y 16 de SH ya habrían alcanzado su volumen cerebral adulto, si tenemos en cuenta el límite superior del rango de edad asignado. Si por el contrario consideramos su edad en el límite inferior, el volumen de su cerebro adulto se verá incrementado ligeramente hasta un máximo de un 5% en los individuos 6 y 9. De la misma forma, también se vería aumentado en los individuos 3, 11 y 14.

Los volúmenes máximos que potencialmente podrían alcanzar estos individuos en su etapa totalmente adulta, se verían por tanto incrementados de un 0% a un 5%.

Individuo	Volumen mínimo (cc)	Volumen máximo (cc)
Endocráneo 3	1260	1291.5
Endocráneo 6	1255	1286.25
Endocráneo 9	1231	1261.05
Endocráneo 11	1083	1109.85
Endocráneo 14	1254	1285.2

Tabla 6. 4. Valores mínimos y posibles valores máximos estimados de capacidad craneal en los individuos inmaduros de La Sima de los Huesos.

Ante la inseguridad de dar unas edades concretas y mucho menos conocer el desarrollo realmente alcanzado por estos subadultos, se considerarán los primeros volúmenes estimados sobre el endocráneo como los útiles para los siguientes estudios.

Los volúmenes estimados en esta colección de endocráneos, serán comparados con otros individuos de especies humanas cercanas, estén o no relacionadas filogenéticamente.

6.3.1. Comparación con otros fósiles del registro.

Un listado de cráneos fósiles del Pleistoceno inicial, Medio y Superior de Europa, África y Asia, nos sirve como material comparativo. Ejemplares incluidos en los grupos *Homo* primitivos (*Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, *Homo georgicus*, *Homo ergaster*), *Homo erectus*, *Homo heidelbergensis*/*Homo rhodesiensis* (Pleistoceno medio), *Homo neanderthalensis*, y primeros *Homo sapiens* han sido considerados dentro de este material de comparación (Tabla 6.5).

Individuo	Especie	Volumen	Fuente
KNM-ER 1470	<i>Homo habilis/rudolfensis</i>	752	Holloway <i>et al.</i> (2004)
KNM-ER 1590	<i>Homo habilis/rudolfensis</i>	825	Holloway <i>et al.</i> (2004)
KNM-ER 1813	<i>Homo habilis</i>	509	Holloway <i>et al.</i> (2004)
KNM-ER 1805	<i>Homo habilis</i>	582	Holloway <i>et al.</i> (2004)
OH 7	<i>Homo habilis</i>	687	Holloway <i>et al.</i> (2004)
OH 13	<i>Homo habilis</i>	650	Holloway <i>et al.</i> (2004)
OH 16	<i>Homo habilis</i>	638	Holloway <i>et al.</i> (2004)
OH 24	<i>Homo habilis</i>	590	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Dmanisi D2280	<i>Homo georgicus</i>	775	(Gabounia <i>et al.</i> , 2000)
Dmanisi D2282	<i>Homo georgicus</i>	650	(Gabounia <i>et al.</i> , 2000)
Dmanisi D2700	<i>Homo georgicus</i>	645	(Vekua <i>et al.</i> , 2002)
Dmanisi D3444	<i>Homo georgicus</i>	650	(Lordkipanidze <i>et al.</i> , 2006)
KNM-ER 3733	<i>Homo ergaster</i>	848	Holloway <i>et al.</i> (2004)
KNM-ER 3883	<i>Homo ergaster</i>	804	Holloway <i>et al.</i> (2004)
KNM-ER 3732	<i>Homo ergaster</i>	750	Holloway <i>et al.</i> (2004)
KNM-WT 15000	<i>Homo ergaster</i>	900	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Sangiran 2	<i>Homo erectus</i>	813	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Sangiran 12	<i>Homo erectus</i>	1059	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Sangiran 17	<i>Homo erectus</i>	1004	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Sangiran 10	<i>Homo erectus</i>	855	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Sangiran 38	<i>Homo erectus</i>	850	Indriati & Antón (2010)
Trinil 2	<i>Homo erectus</i>	940	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Hexian	<i>Homo erectus</i>	1025	Wu <i>et al.</i> (2006, 2009)
Sambungmacan 3	<i>Homo erectus</i>	917	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Yunxian	<i>Homo erectus</i>	1064	De Lumley <i>et al.</i> (2008)
ZKD XI	<i>Homo erectus</i>	1015	Wu <i>et al.</i> (2009)
ZKD III	<i>Homo erectus</i>	915	Wu <i>et al.</i> (2009)

Estimación de los volúmenes endocraneales y encefalización

ZKD II	<i>Homo erectus</i>	1030	Rightmire (2004)
ZKD X	<i>Homo erectus</i>	1225	Wu <i>et al.</i> (2009)
ZKD XII	<i>Homo erectus</i>	1030	Wu <i>et al.</i> (2009)
ZKD VI	<i>Homo erectus</i>	850	Rightmire (2004)
ZKD V	<i>Homo erectus</i>	1140	Wu <i>et al.</i> (2009)
Ngandong 1	<i>Homo erectus</i>	1172	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Ngandong 11	<i>Homo erectus</i>	1231	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Ngandong 12	<i>Homo erectus</i>	1090	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Ngandong 10	<i>Homo erectus</i>	1135	Weidenreich (1943)
Ngandong 6	<i>Homo erectus</i>	1251	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Ngandong 7	<i>Homo erectus</i>	1013	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Ngawi	<i>Homo erectus</i>	870	Widianto & Zeitoun, (2003)
Petralona	<i>Homo heidelbergensis</i>	1170	Seidler <i>et al.</i> (1997)
Swanscombe	<i>Homo heidelbergensis</i>	1325	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Aragó XXI	<i>Homo heidelbergensis</i>	1166	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Reilingen	<i>Homo heidelbergensis</i>	1430	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Steinheim	<i>Homo heidelbergensis</i>	1140	Prossinger <i>et al.</i> (2003)
Dali	<i>Homo heidelbergensis</i>	1120	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Jinniushan	<i>Homo heidelbergensis</i>	1390	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Ndutu	<i>Homo rhodesiensis</i>	1100	Rightmire (2004)
Bodo	<i>Homo rhodesiensis</i>	1250	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Elandsfontein (Saldanha)	<i>Homo rhodesiensis</i>	1225	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Kabwe (Broken Hill)	<i>Homo rhodesiensis</i>	1270	Seidler <i>et al.</i> (1997)
Omo II	<i>Homo rhodesiensis</i>	1435	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Eliye Spring	<i>Homo rhodesiensis</i>	1212	Braüer <i>et al.</i> , 2004
Florisbad	<i>Homo rhodesiensis</i>	1280	Bailey & Geary (2009)
La Chapelle-aux-Saints	<i>Homo neanderthalensis</i>	1625	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Gibraltar (Devil's)	<i>Homo neanderthalensis</i>	1400	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Gibraltar (Forbe's)	<i>Homo neanderthalensis</i>	1270	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Neandertal	<i>Homo neanderthalensis</i>	1525	Holloway <i>et al.</i> (2004)
La Ferrassie 1	<i>Homo neanderthalensis</i>	1640	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Le Moustier	<i>Homo neanderthalensis</i>	1565	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Teshik Tash	<i>Homo neanderthalensis</i>	1525	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Ehringsdorf	<i>Homo neanderthalensis</i>	1450	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Saccopastore 1	<i>Homo neanderthalensis</i>	1245	Cartmill & Smith (2009)
Saccopastore 2	<i>Homo neanderthalensis</i>	1300	Cartmill & Smith (2009)
La Quina 5	<i>Homo neanderthalensis</i>	1172	Holloway <i>et al.</i> (2004)
La Quina 18	<i>Homo neanderthalensis</i>	1200	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Amud	<i>Homo neanderthalensis</i>	1740	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Spy I	<i>Homo neanderthalensis</i>	1305	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Shanidar 1	<i>Homo neanderthalensis</i>	1600	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Shanidar 5	<i>Homo neanderthalensis</i>	1550	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Spy II	<i>Homo neanderthalensis</i>	1553	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Krapina 3	<i>Homo neanderthalensis</i>	1255	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Krapina 6	<i>Homo neanderthalensis</i>	1205	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Guattari	<i>Homo neanderthalensis</i>	1367	Hawks & Wolpoff, 2001
Biache	<i>Homo neanderthalensis</i>	1200	Hawks & Wolpoff, 2001
Gánovce	<i>Homo neanderthalensis</i>	1320	Hawks & Wolpoff, 2001
Fontchevade	<i>Homo neanderthalensis</i>	1350	Hawks & Wolpoff, 2001
Brno I	<i>Homo sapiens</i>	1600	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Brno II	<i>Homo sapiens</i>	1500	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Brno III	<i>Homo sapiens</i>	1304	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Cro-Magnon 1	<i>Homo sapiens</i>	1730	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Cro-Magnon 3	<i>Homo sapiens</i>	1590	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Jebel Irhoud 1	<i>Homo sapiens</i>	1305	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Jebel Irhoud 2	<i>Homo sapiens</i>	1400	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Dolni Vestonice 3	<i>Homo sapiens</i>	1285	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Dolni Vestonice 14	<i>Homo sapiens</i>	1538	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Dolni Vestonice 18	<i>Homo sapiens</i>	1481	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Dolni Vestonice 20	<i>Homo sapiens</i>	1378	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Dolni Vestonice 21	<i>Homo sapiens</i>	1547	Holloway <i>et al.</i> (2004)

Predmost IV	<i>Homo sapiens</i>	1250	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Predmost IX	<i>Homo sapiens</i>	1555	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Predmost X	<i>Homo sapiens</i>	1452	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Predmost III	<i>Homo sapiens</i>	1580	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Qafzeh 6	<i>Homo sapiens</i>	1568	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Qafzeh 9	<i>Homo sapiens</i>	1531	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Qafzeh 11	<i>Homo sapiens</i>	1280	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Singa 1	<i>Homo sapiens</i>	1550	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Skhul 1	<i>Homo sapiens</i>	1450	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Skhul 4	<i>Homo sapiens</i>	1554	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Skhul 5	<i>Homo sapiens</i>	1520	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Skhul 9	<i>Homo sapiens</i>	1590	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Combe Capelle	<i>Homo sapiens</i>	1570	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Mladec 1	<i>Homo sapiens</i>	1540	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Mladec 2	<i>Homo sapiens</i>	1390	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Mladec 5	<i>Homo sapiens</i>	1650	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Pavlov 1	<i>Homo sapiens</i>	1472	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Zhoukoudian (Upper Cave) 1	<i>Homo sapiens</i>	1500	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Zhoukoudian (Upper Cave) 2	<i>Homo sapiens</i>	1380	Holloway <i>et al.</i> (2004)
Zhoukoudian (Upper Cave) 3	<i>Homo sapiens</i>	1290	Holloway <i>et al.</i> (2004)

Tabla 6.5. Listado de los individuos utilizados en el análisis comparativo de los volúmenes endocraneales.

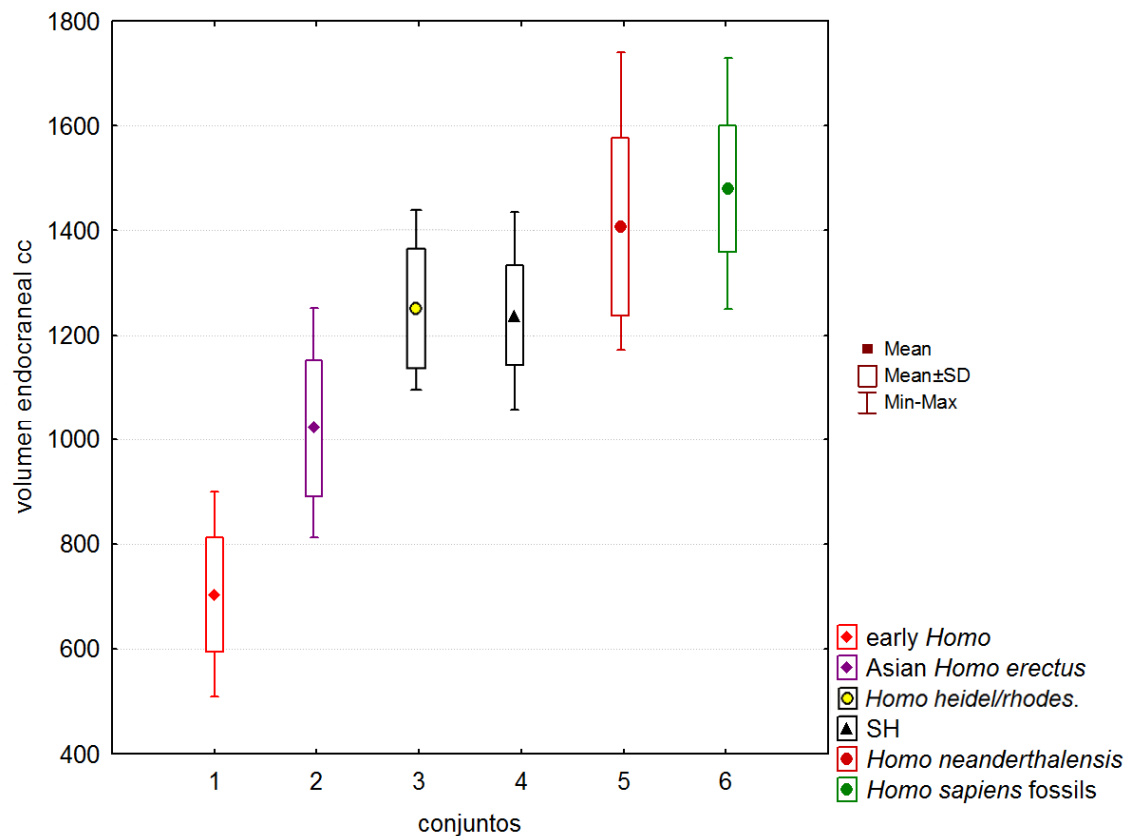


Figura 6.4. Volumen endocraneal en SH y muestras comparativas.

1. early *Homo* (*Homo* primitivos); N= 16 (KNM-ER 1470, KNM-ER 1590, KNM-ER 1813, KNM-ER 1805, KNM-ER 3733, KNM-ER 3883, KNM-ER 3732, KNM-WT 15000, OH 7, OH 13, OH 16, OH 24, D2280, D2282, D2700, D3444)
2. Asian *Homo erectus* (*Homo erectus* asiático); N= 23 (Sangiran 2, Sangiran 12, Sangiran 17, Sangiran 10, Sangiran 38, Trinil 2, Hexian, Sambungmacan 3, Yunxian, ZKD XI, ZKD III, ZKD II, ZKD X, ZKD XII, ZKD VI, ZKD V, Ngandong 1, Ngandong 11, Ngandong 12, Ngandong 10, Ngandong 6, Ngandong 7, Ngawi)
3. *Homo heidelbergensis*/*Homo rhodesiensis* (Pleistoceno medio Europa, Asiático y africano); N= 14 (Petalona, Swanscombe, Aragón XXI, Reilingen, Steinheim, Dali, Jinniushan, Nduutu, Bodo, Elandsfontein (Saldanha), Kabwe (Broken Hill), Omo II, Eliye Spring, Florisbad)
4. Sima de los Huesos (SH); N= 15 (moldes endocraneales de los individuos 2-17, excepto el individuo 8)
5. *Homo neanderthalensis* (Neandertales); N= 23 (La Chapelle-aux-Saints, Gibraltar (Devil's), Gibraltar (Forbes), Neandertal, La Ferrassie 1, Le Moustier, Teshik Tash, Ehringsdorf, Saccopastore 1, Saccopastore 2, La Quina 5, La Quina 18, Amud, Shanidar 1, Shanidar 5, Spy I, Spy II, Krapina 3, Krapina 6, Guattari, Biache, Gánovce, Fontchevade)
6. *Homo sapiens* fossils (primeros *Homo sapiens*); N= 32 (Brno I, Brno II, Brno III, Cro-Magnon 1, Cro-Magnon 3, Jebel Irhoud 1, Jebel Irhoud 2, Dolni Vestonice 3, Dolni Vestonice 14, Dolni Vestonice 18, Dolni Vestonice 20, Dolni Vestonice 21, Predmost IV, Predmost IX, Predmost X, Predmost III, Qafzeh 6, Qafzeh 9, Qafzeh 11, Singa 1, Skhul 1, Skhul 4, Skhul 5, Skhul 9, Combe Capelle, Mladeč 1, Mladeč 2, Mladeč 5, Pavlov 1, Zhoukoudian (Upper Cave) 1, Zhoukoudian (UC) 2, Zhoukoudian (UC) 3)

El valor promedio obtenido para el conjunto de La Sima de los Huesos ha sido de 1237.41 cc (máximo 1436 cc y mínimo 1057 cc).

Otros individuos del Pleistoceno medio europeo, como Petralona, Steinheim, Swanscombe, Aragón o Reilingen, tienen valores que encajan dentro de los límites de SH. Como conjunto, los individuos del Pleistoceno medio de Europa (sin contar con SH) tienen valor promedio de 1246 cc.

El valor promedio obtenido para SH, es superior a los valores promedio de ambas poblaciones asiáticas, tanto la más primitiva y contemporánea con SH (Zhoukoudian, China) con 1030 cc como la más moderna (Ngandong, Indonesia) con 1121 cc, aunque muchos de sus valores son muy similares al límite inferior obtenido en SH.

El promedio calculado para el conjunto de individuos del Pleistoceno medio de África (*Homo rhodesiensis*) resulta en 1253 cc y se acerca más a los valores obtenidos para el conjunto de europeos y SH que los asiáticos.

Esto indica un incremento en el volumen cerebral en las poblaciones europeas y africanas durante el Pleistoceno medio. Este incremento se mantiene durante el Pleistoceno final en los Neandertales en Europa, con volumen promedio de 1407 cc donde se observan Neandertales con volúmenes cerebrales que superan los 1600 cc, o incluso los 1700 cc si consideramos Amud dentro de las poblaciones humanas Europeas.

También se mantiene un incremento en los primeros *Homo sapiens* durante el Pleistoceno final, alcanzando un promedio de 1474 cc, pero se observan también algunos individuos que superan los 1700 cc como Cro-Magnon 1.

Ambos grupos, *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens*, muestran un amplio y similar rango de valores como hemos visto. Ambos grupos alcanzan volúmenes comparables durante el Pleistoceno final; lo que les diferencia es el patrón alométrico de desarrollo, que es novedoso en los *Homo sapiens* (Bruner *et al.*, 2003).

Por otra parte, un incremento en tamaño, puede restringir la capacidad del cerebro. Esto es por lo que cerebros grandes tienden a ser más especializados (Hofman, 2001). Es decir, que para que un cerebro pueda aumentar su tamaño y seguir siendo operativo, necesita previamente pasar por un proceso de reorganización en las áreas cerebrales que alcancen un mayor grado de especialización.

Estos resultados podrían indicar que las poblaciones que se desarrollaron en Europa y África durante el Pleistoceno medio, ya tenían un cerebro con una organización/especialización que le permitió expandirse y aumentar su tamaño en poblaciones posteriores, manteniendo un órgano eficaz. Ambos grupos comparten esta capacidad.

La organización cerebral del linaje “*sapiens*”, permitió además un proceso de “globularización” único en esta especie (Gunz *et al.*, 2012) que además viene acompañado de una reducción en el volumen encefálico alrededor de hace 50 000 años (Weaver, 2001).

Esto aportó una diferente disposición de la masa cerebral dentro del cráneo, que sería responsable de los cambios en el desarrollo cognitivo y comportamiento social, muy complejo en la única especie humana que ha sobrevivido.

Queda bien representado el incremento del volumen endocraneal desde los primeros *Homo* a los *Homo erectus*, pero contrariamente a los grupos europeos y africanos, la organización del cerebro de las poblaciones de Asia, mantiene las capacidades encefálicas en rangos de valores mínimos que apenas superan los 1000 cc, y máximos que superan ligeramente los 1200 cc en poblaciones ya del Pleistoceno final (nótese la diferencia con los 1407 cc y 1474 cc de Neandertales y humanos modernos del mismo período).

Quizá este modelo de cerebro no estaría preparado para asumir un incremento de volumen que mantuviera o mejorara la eficacia del órgano en poblaciones descendientes, de la misma forma que sí se dio en los europeos y africanos.

6.4. Conclusiones

La aproximación del resultado del volumen endocraneal estimado para el endocráneo 6 con el resultado obtenido con otros procedimientos previos (Arsuaga *et al.*, 2001), nos da confianza para considerar que el protocolo es válido para la estimación de los volúmenes de los demás endocráneos del conjunto de La Sima de los Huesos.

Los valores encefálicos estimados para el conjunto de SH, encajan bien con los valores obtenidos para otros ejemplares del Pleistoceno medio europeo y africano.

El incremento de volumen endocraneal que se observa en Neandertales y primeros humanos modernos (Pleistoceno final) desde los grupos antecesores, y que no se observa en el conjunto de *Homo erectus* del mismo período, podría estar indicando una relación desde un ancestro común, no compartido con el linaje asiático, en el que el cerebro hereda una organización semejante que permite tener la capacidad de incrementar su tamaño hasta valores medios que superan los 1400 cc y mantener un elevado volumen sin perder eficacia. O podría estar indicando una necesidad en ambos linajes de un incremento en su volumen encefálico, relacionado con un importante desarrollo de su complejidad social.

6.5. Encefalización

6.5.1. Introducción

En el registro fósil, los tamaños cerebrales varían desde los 350 cc de algunos australopitecos hasta alrededor de los 1700 cc de algunos neandertales y primeros humanos anatómicamente modernos. La media para nuestra especie o también llamados humanos actuales (*Homo sapiens sapiens*) se sitúa en torno a 1350- 1400 cc.

Si además conocemos el peso del cuerpo, a partir de estimaciones realizadas con material postcraneal en el caso de los fósiles, entonces es posible calcular algunos valores y realizar análisis estadísticos cuyos resultados puedan tener algún valor más allá de la evolución física del cerebro como órgano.

Por ejemplo, **"tamaño relativo del cerebro"** (Relative brain size, **RBS**) sería el resultado del peso del cerebro dividido por el peso corporal.

También es posible, cuando se conocen estos valores, calcular el **"cociente de encefalización"** (Encephalization quotient, **EQ**), que indica la relación entre la masa cerebral real y la masa cerebral esperada según la masa corporal. El término encefalización se usa comúnmente para describir el incremento de tamaño cerebral, considerado tanto volumen endocraneal absoluto como valores relativos en relación al tamaño corporal. (Bruner, *et al.*, 2003).

6.5.2. Cociente de encefalización

6.5.2.1. ¿Qué es el cociente de encefalización?

El cociente de encefalización es la cantidad de exceso de masa cerebral que se relaciona con la masa corporal total de un animal. Cuantificando la encefalización, se argumenta que se relaciona directamente con el nivel de inteligencia de un animal (Williams, 2002)

El cociente de encefalización representa una cantidad de tamaño cerebral por encima de la requerida para el tamaño corporal, y como el tamaño cerebral total se relaciona con la capacidad total de procesar información, la encefalización es una medida de capacidad de procesamiento tras el ajuste de tamaño corporal. (Jerison, 1982.)

El Cociente de encefalización sirve para escalar el tamaño del cerebro y el tamaño del cuerpo (Elton *et al.*, 2001), y establece la relación alométrica entre el volumen cerebral y el tamaño corporal (Vrba, 1998). Obviamente es un método que presenta limitaciones (Smith 1996) en el estudio de especies extintas debido a las dificultades de obtener valores de masas corporales seguros para muchos ejemplares fósiles (Elton *et al.*, 2001).

6.5.2.2. Fórmulas para el cálculo del cociente de encefalización

Los resultados van a depender de la base de datos que se haya usado (amplio grupo de mamíferos, primates o sólo humanos), y también de la fórmula seleccionada (Holloway, 2009).

Dubois (1897) desarrolló el índice originalmente. Comenzó aceptando una función alométrica para las relaciones cerebro: cuerpo.

$$\mathbf{E = K P^{\alpha}}$$

E = tamaño cerebro

K = índice de encefalización

P = tamaño cuerpo

$\alpha = 0.56$

Como decimos, el valor resultante de un EQ depende de la base de datos utilizada para hacer el cálculo.

- Por ejemplo, ecuaciones derivadas a partir de dos conjuntos de datos diferentes de cualquier especie:

$$\mathbf{EQ = E_i / E_e}$$

$$\mathbf{EQ = \text{peso de cerebro (de cualquier especie)} / 0,12 \times \text{peso corporal}^{0,66}}$$

Ei = tamaño encéfalo real

Ee = tamaño encéfalo esperado según el peso corporal

$Ee = 0.12 P^{2/3}$

P = peso corporal en gramos

Relación entre el tamaño cerebral respecto del corporal (Jerison, 1973, pag 14).

El valor humano es de 6.91, siendo 4.02 para el chimpancé y 1,8 para el gorila. (Jerison, 1973; Holloway, 2009b)

- La ecuación "*Homocéntrica*" de Holloway & Post (1982):

$$EQ = \text{peso cerebro} / \text{peso corporal}^{0.64}$$

Expresa cada EQ como un porcentaje directo del valor humano como el 100%. Chimpancé EQ es 39,5% y el gorila de 19,1%. (Holloway, 2009b)

- La ecuación para primates es:

$$EQ = 0,0091x \text{ peso cerebro/peso corporal}^{0.76}$$

El valor humano es de 2,87, siendo 1,14 para el chimpancé y 0,75 para el gorila.

Existen muchas otras ecuaciones, desarrolladas y utilizadas para el estudio de los fósiles humanos:

- ♦ $EQ = \text{peso cerebro (g)} / (11.22 \times \text{peso corporal (kg)}^{0.76})$

(Conroy, *et al.*, 2000b; Young, 2006)

- ♦ $EQ = \text{peso cerebro} / 0.0991 (\text{peso corporal})^{0.76237}$

(Holloway, 2009)

- ♦ $EQ = \text{peso del cerebro} / 0.0594 \text{ Peso cuerpo}^{0.755}$

(Martin, 1981)

Vemos en todas estas ecuaciones, que necesitamos dos datos para el cálculo del cociente de encefalización:

1. Por un lado el peso del cerebro en gramos.

Tenemos las estimaciones de los volúmenes o capacidades craneales de la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos, y a partir de ellos calcularemos el peso cerebral estimado usando la siguiente fórmula:

$$\text{Peso cerebral} = 1,147 \times \text{capacidad craneal}^{0,976} \text{ (Young, 2006)}$$

2. Por otro lado, necesitamos valores de peso corporal de individuos del mismo yacimiento, asociados a los restos craneales.

El cálculo de la masa o peso corporal, se puede realizar de diversas maneras dependiendo del material postcraneal con el que se cuenta (Porter, 2002).

6.5.2.3. Cálculo del cociente de encefalización en La Sima de los Huesos.

En el caso de La Sima de los Huesos, hemos utilizado una serie de datos que ya estaban publicados, y donde se calcularon los pesos corporales a partir del diámetro de la cabeza del fémur.

<i>Fémur</i>	<i>Diámetro Cabeza (mm)</i>	<i>Peso Corporal (kg)</i>	<i>Sexo asignado</i>
X	52.8	83.3	VARÓN*
XII	49	74.6	VARÓN*
XIII	48.3	73	VARÓN*
XI	41.8	58.3	MUJER*
XVI	41.2	56.9	MUJER*

Peso corporal valor medio ponderado= 69.1

Tabla 6.6. Estimación de los pesos corporales de los homínidos de SH en base al diámetro de la cabeza del fémur. Datos extraídos de Arsuaga *et al.*, (2014). * Datos extraídos de Rodríguez (2013).

Con estos valores de peso corporal estimados, se han calculado los EQ de los individuos de La Sima de los Huesos, considerando por un lado el mismo peso corporal ponderado para todos, y después considerando todos con sexo masculino y todos con sexo femenino para obtener también los datos extremos del rango de EQ de la colección.

La estimación de los EQ tanto de los individuos de SH como de los demás ejemplares del registro fósil, se ha realizado utilizando la siguiente fórmula:

$$\blacklozenge \text{ EQ} = \text{peso cerebro (g)} / (11.22 \times \text{peso corporal (kg)}^{0.76})$$

(Conroy, *et al.*, 2000b; Young, 2006)

$$\text{Peso cerebral} = 1,147 \times \text{capacidad craneal}^{0.976} \text{ (Young, 2006)}$$

individuo	cc	peso cerebro gr.	PC kg.	EQ	PC masc.	EQ masc.	PC fem.	EQ fem.
SH 2	1333,5	1286,93	69,1	4,59	76,9	4,23	57,6	5,27
SH 3	1230	1189,35	69,1	4,24	76,9	3,91	57,6	4,87
SH 4	1360	1311,89	69,1	4,68	76,9	4,31	57,6	5,37
SH 5	1092	1058,93	69,1	3,77	76,9	3,48	57,6	4,33
SH 6	1225	1184,63	69,1	4,22	76,9	3,89	57,6	4,85
SH 7	1143,5	1107,65	69,1	3,95	76,9	3,64	57,6	4,53
SH 8	1313	1267,62	69,1	4,52	76,9	4,17	57,6	5,19
SH 9	1201	1161,98	69,1	4,14	76,9	3,82	57,6	4,76
SH 10	1218	1178,03	69,1	4,20	76,9	3,87	57,6	4,82
SH 11	1057,5	1026,27	69,1	3,66	76,9	3,37	57,6	4,20
SH 12	1227,5	1186,99	69,1	4,23	76,9	3,90	57,6	4,86
SH 13	1436,5	1383,86	69,1	4,93	76,9	4,55	57,6	5,66
SH 14	1224	1183,69	69,1	4,22	76,9	3,89	57,6	4,85
SH 15	1283,5	1239,82	69,1	4,42	76,9	4,07	57,6	5,08
SH 16	1236	1195,02	69,1	4,26	76,9	3,93	57,6	4,89
SH 17	1218,5	1178,50	69,1	4,20	76,9	3,87	57,6	4,82
Promedio	1237,41	1196,32		4,26		3,93		4,90

Tabla 6.7. Valores del cociente de encefalización calculados para la colección de La Sima de los Huesos.

Los valores promedio resultantes de cociente encefálico para esta colección de endocráneos son los siguientes:

EQ= 4.26 si consideramos un peso corporal promedio para todos los individuos sin tener en cuenta su sexo.

EQ= 3.93 si consideramos toda la colección con el peso corporal dado al sexo masculino.

EQ= 4.90 si consideramos toda la colección con el peso corporal dado al sexo femenino.

6.5.2.4. Comparación del cociente de encefalización de La Sima de los Huesos con otros grupos humanos.

Utilizando las mismas fórmulas para el cálculo del peso cerebral y el cociente de encefalización que se han usado para el conjunto de La Sima de los Huesos, encontramos una serie de datos calculados por Ruff *et al.*, (1997) con los que se van a comparar directamente los datos obtenidos para La Sima de los Huesos (ver tabla 6.8.)

Esta primera comparación se realiza con otros grupos situados a lo largo del Pleistoceno hasta el momento actual.

Muestra	Rango Temporal (Kyr)	Peso Corporal (kg)	Peso cerebral (gr)	Cociente Encefalización	Fuente
Pleistoceno inicial	1,200-1,800	61,8	890	3,46	Ruff <i>et al.</i> 1997
Pleistoceno inicial tardío a Pleistoceno medio inicial	600-1,150	58	835	3,4	Ruff <i>et al.</i> 1997
Pleistoceno medio medio	400-550	67,9	1057	3,82	Ruff <i>et al.</i> 1997
SIMA DE LOS HUESOS	430	69,1	1196,32	4,26	presente trabajo
Pleistoceno medio final	200-300	65,6	1148	4,26	Ruff <i>et al.</i> 1997
Pleistoceno tardío inicial	100-150	67,7	1307	4,73	Ruff <i>et al.</i> 1997
Skhul-Qafzeh	90	66,6	1444	5,29	Ruff <i>et al.</i> 1997
<i>H. sapiens</i> arcaico final (Neandertales)	36-75	76	1442	4,78	Ruff <i>et al.</i> 1997
Paleolítico superior inicial	21-35	66,6	1460	5,35	Ruff <i>et al.</i> 1997
Paleolítico superior final	10-21	62,9	1412	5,4	Ruff <i>et al.</i> 1997
Humanos actuales	-----	58,2	1302	5,29	Ruff <i>et al.</i> 1997

Tabla 6.8. Relación de tamaño corporal, capacidad craneal y cociente de encefalización en varios grupos humanos desde el Pleistoceno hasta el momento actual.

A partir de estos datos obtenemos dos gráficas, donde vemos cómo ha ido incrementándose el EQ a lo largo del proceso evolutivo humano (en este caso durante el Pleistoceno hasta la actualidad, ver figura 6.5.) y la disposición de los distintos grupos humanos según la relación directa entre peso corporal y peso cerebral (ver figura 6.6).

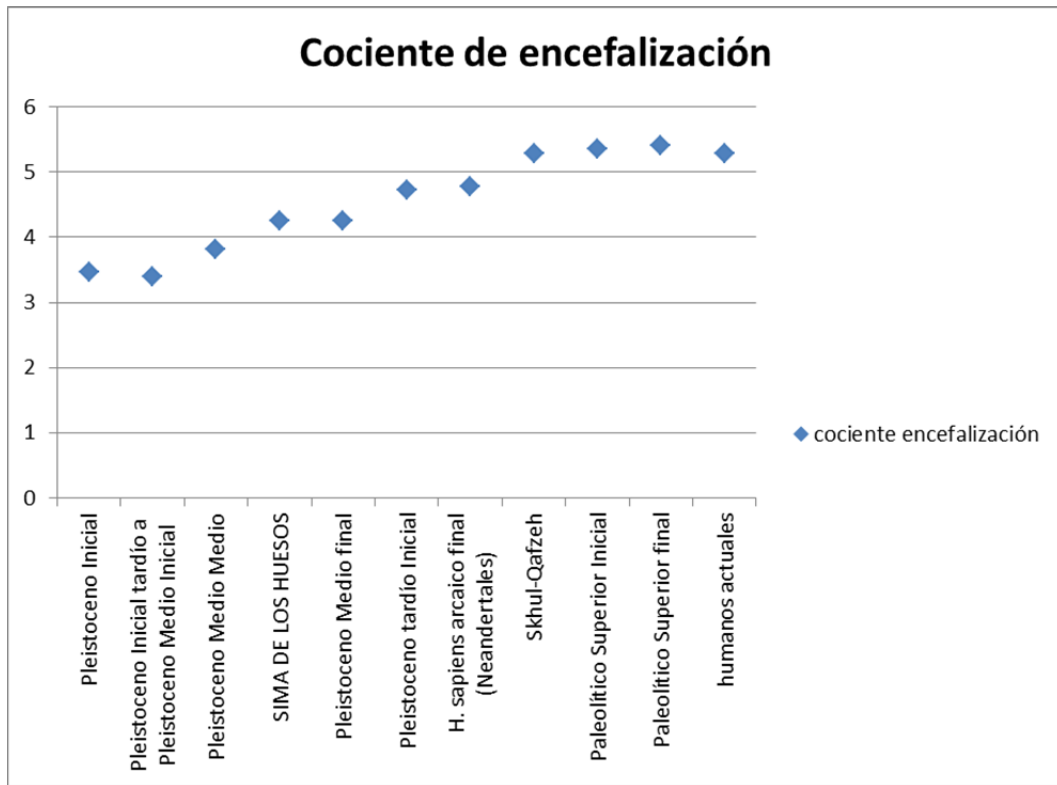


Figura 6.5. Cociente de encefalización en grupos humanos desde el Pleistoceno hasta la actualidad, Gráfica correspondiente a los datos de la Tabla 6.8.

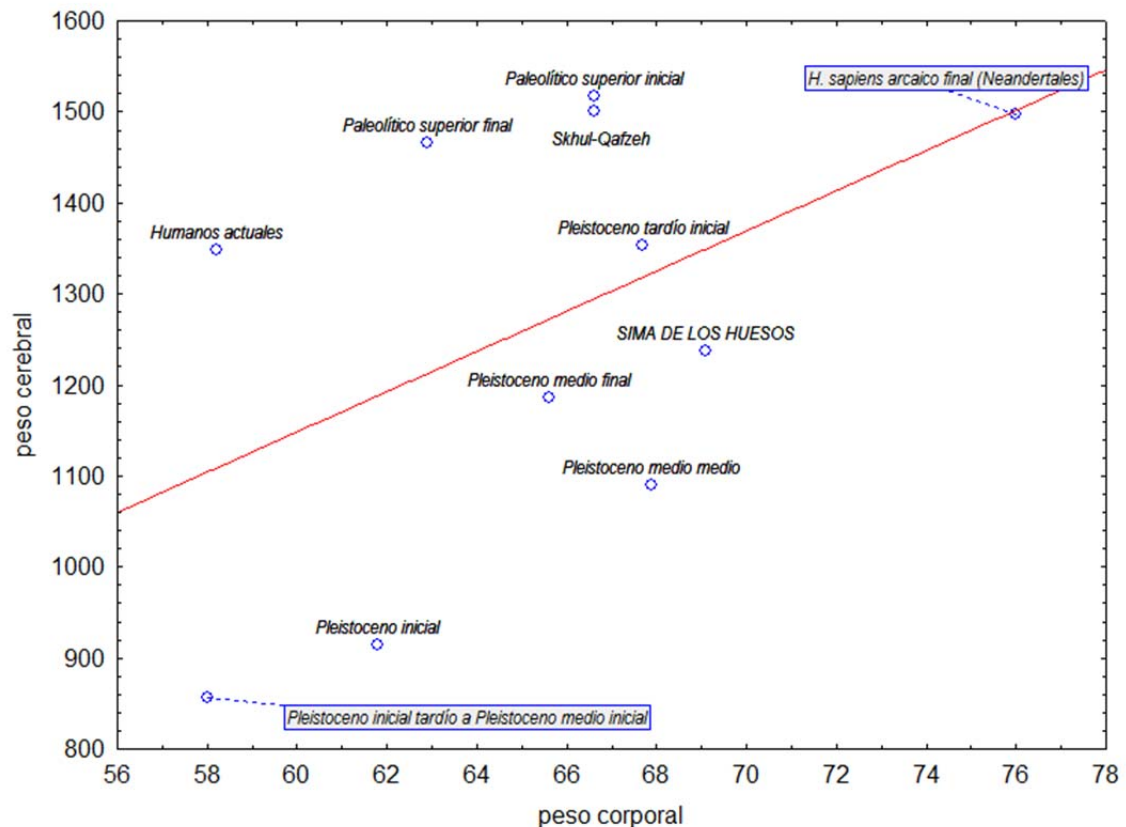


Figura 6.6. Dispersión de los distintos grupos humanos desde el Pleistoceno hasta la actualidad según su peso corporal y capacidad craneal.

Lo que observamos en la figura 6.5. es que la encefalización ha ido aumentando y el proceso ha sido gradual a lo largo del Pleistoceno .

Destacamos dos observaciones:

La primera es que el conjunto Skhul-Qafzeh, a pesar de ser cronológicamente algo más primitivo que el conjunto de los Neandertales (en la gráfica se ha puesto posteriormente para una mejor visualización de los datos), ya presenta un grado de encefalización muy similar a los humanos desde el Paleolítico hasta la actualidad, formando parte todos ellos de la especie *Homo sapiens*. Por lo tanto el nivel de encefalización más reciente que obtenemos en los grupos humanos ya se habría alcanzado como mínimo alrededor de los 90 000 años.

La segunda observación a destacar es que el valor obtenido para el conjunto de humanos de La Sima de los Huesos, es idéntico a los humanos del Pleistoceno medio final y algo superior al conjunto del Pleistoceno medio Medio, que es el período concreto en el que se sitúan cronológicamente a los fósiles humanos de La Sima de los Huesos (Arsuaga *et al.*, 2014). Es decir, con los datos que tenemos, podríamos decir que el conjunto de La Sima de los Huesos sería ligeramente más encefalizado que el conjunto de fósiles contemporáneos.

Cuando observamos la siguiente figura 6.6. también cabe destacar varios aspectos:

Con un rango de pesos aproximados (ver columna central de datos en la gráfica) hay un claro incremento de peso cerebral en los grupos de los primeros *Homo sapiens* (Paleolítico y Skhul-Qafzeh) respecto a los del Pleistoceno medio y Superior (tardío inicial).

Los Neandertales, son el grupo que destaca sobre los demás por tener el mayor peso corporal, aunque su peso cerebral es muy próximo a los primeros *Homo sapiens* del Paleolítico.

Como vemos en el conjunto de humanos actuales, tanto peso corporal como cerebral han sufrido una reducción importante, confirmando al menos la reducción en el volumen encefálico que destaca Weaver (2001) en los humanos recientes alrededor de los 15 000 años.

En una segunda comparación, tenemos en cuenta todo el registro fósil, considerando todos los grupos humanos desde los primeros Australopitecos hasta los humanos actuales, para tener una visión más amplia del proceso de encefalización y la modificación en los valores.

A partir de los datos publicados en Collard (2002), cuyos pesos corporales proceden en su mayoría de McHenry (1994) calculados en base a las extremidades posteriores, hemos calculado el peso cerebral y el cociente de encefalización con la misma fórmula que se aplicó para el conjunto de La Sima de los Huesos, con la intención de obtener valores comparables.

especie	Volumen endocraneal cc.	Peso cerebral gr.	Peso corporal Kg.	cociente encefalización	Fuente bibliográfica Peso corporal y cc
<i>Australopithecus afarensis</i>	404	401	37	2,3	Collard, 2002
<i>Australopithecus africanus</i>	457	453	35,5	2,7	Collard, 2002
<i>Paranthropus aethiopicus</i>	410	407	37,6	2,3	Collard, 2002
<i>Paranthropus boisei</i>	513	507	41,3	2,7	Collard, 2002
<i>Paranthropus robustus</i>	530	523	36,1	3,1	Collard, 2002
<i>Homo habilis</i>	552	544	34,3	3,3	Collard, 2002
<i>Homo ergaster</i>	854	833	57,5	3,4	Collard, 2002
<i>Homo erectus</i>	1016	987	57,8	4,0	Collard, 2002
<i>Homo heidelbergensis</i>	1226	1186	68,7	4,2	Collard, 2002
SIMA DE LOS HUESOS	1237	1196	69,1	4,26	Presente trabajo
<i>Homo neanderthalensis</i>	1512	1455	64,9	5,4	Collard, 2002
<i>Homo sapiens</i>	1355	1307	59,7	5,2	Collard, 2002

Tabla 6.9. Relación de tamaño corporal, capacidad craneal y cociente de encefalización en varios grupos humanos a lo largo de la evolución humana.

De la misma forma que se hizo con los datos anteriores, también vamos a obtener dos gráficas, donde vemos cómo ha ido incrementándose el EQ a lo largo del proceso evolutivo humano (en este caso desde los géneros más primitivos *Australopithecus* y *Paranthropus*, pasando por la mayoría de las especies del género *Homo*, ver figura 6.7.) y la disposición de los distintos grupos humanos según la relación directa entre peso corporal y peso cerebral (ver figura 6.8).

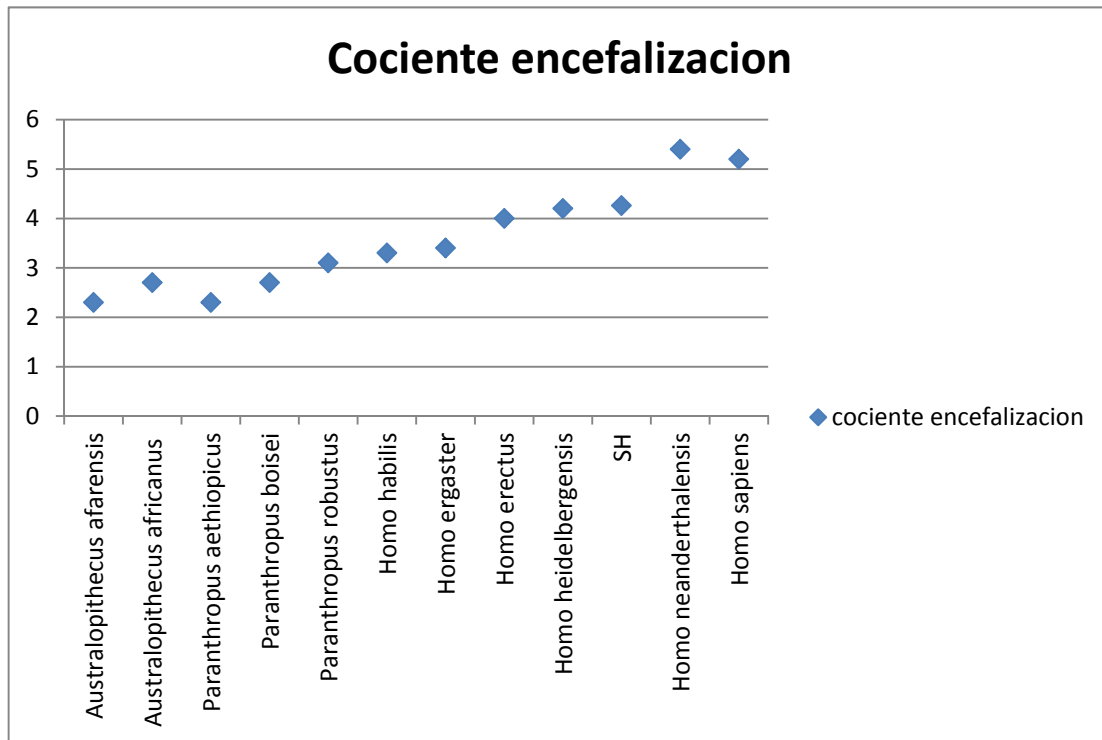


Figura 6.7. Gráfica correspondiente a los datos de la Tabla 6.9.

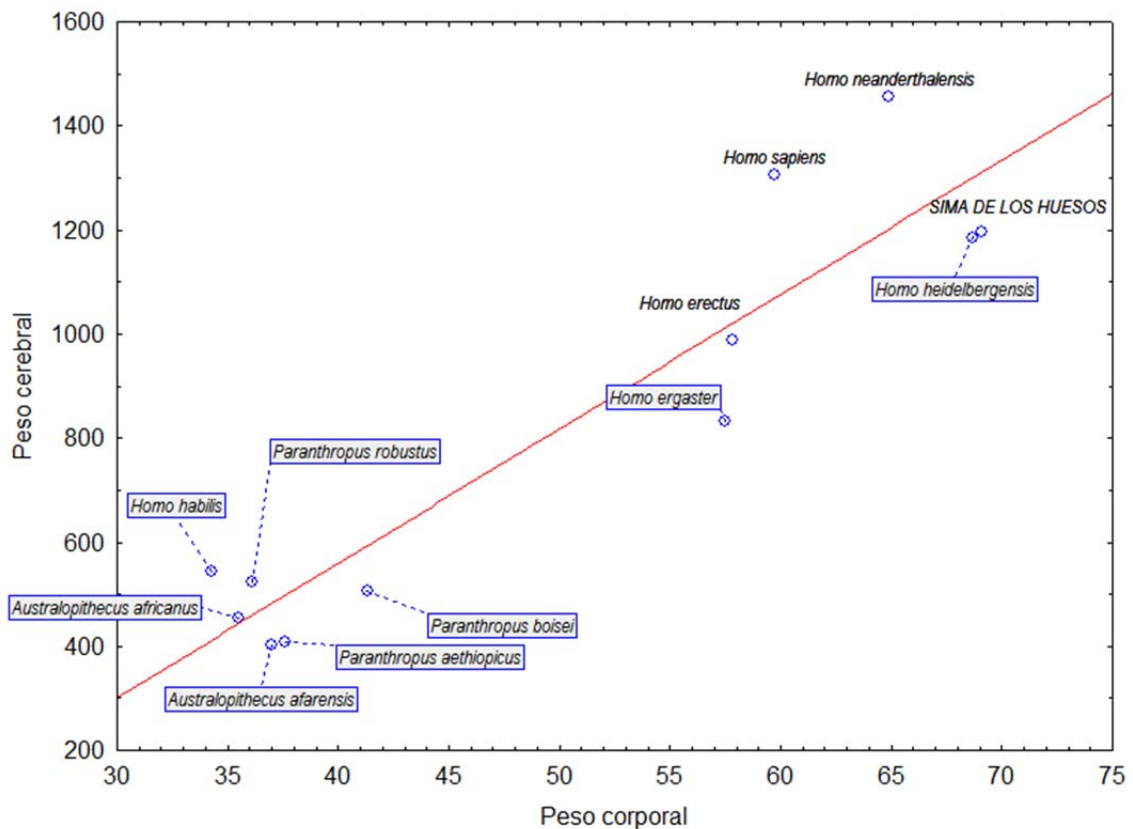


Figura 6.8. Dispersión de las distintas especies a lo largo de la evolución humana según su peso corporal y capacidad craneal.

La figura 6.7. muestra un incremento gradual del EQ hasta los grupos del Pleistoceno medio (*Homo heidelbergensis* y La Sima de los Huesos –SH), a partir de los cuales se da un salto en las dos especies más modernas del conjunto de datos (*Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens*).

El conjunto de *Homo sapiens* muestra un valor ligeramente inferior de EQ que el conjunto de neandertales, pero hay que tener en cuenta que la base de datos utilizada por Collard (2002) está formada por *Homo sapiens* de poblaciones actuales, y por tanto como ya vimos anteriormente, habrían visto reducido tanto tu tamaño corporal como su tamaño cerebral, obteniéndose así un EQ algo inferior a los neandertales. Destacar que el conjunto de La Sima de los Huesos muestra un valor prácticamente idéntico al conjunto de la especie *Homo heidelbergensis*.

La figura 6.8. muestra bien agrupadas a las especies más primitivas con pesos corporales y cerebrales muy reducidos. Luego se aprecia el gran salto en *Homo ergaster*-*Homo erectus* donde un nuevo modelo corporal viene acompañado de un gran incremento en tamaño cerebral.

En este caso, los datos que tenemos mostrarían un mayor peso corporal para La Sima de los Huesos y el conjunto de *Homo heidelbergensis* respecto de los neandertales. Ambos grupos se sitúan muy próximos entre sí, pero con pesos cerebrales muy por debajo de los neandertales.

Puesto que en algunos árboles filogenéticos se considera a la especie *Homo heidelbergensis* como ancestro de la línea evolutiva de los neandertales (ver Rightmire, 2008; Mounier, 2012), y recientemente al conjunto de La Sima de los Huesos separada de *Homo heidelbergensis* también como una etapa temprana del linaje neandertal, es importante señalar que con pesos corporales parecidos a los neandertales su cerebro es mucho menor. En esta etapa, el cerebro de estos grupos estaría reorganizándose para permitir un posterior incremento cerebral manteniendo una constitución física similar, o por otro lado, podrían estar manteniendo una fuerte constitución física con un alto desgaste energético que no permite el desarrollo cerebral.

Como hemos dicho antes, el conjunto de *Homo sapiens* se dispone bajo los neandertales, con un menor peso corporal y cerebral debido a la reducción dada en los humanos más actuales.

6.5.3. Conclusiones

El cociente de encefalización del conjunto de La Sima de los Huesos es muy similar al obtenido para el conjunto de *Homo heidelbergensis* como especie y para los conjuntos humanos del Pleistoceno medio como período cronológico contemporáneo a La Sima de los Huesos, aunque éstos muestran pesos cerebrales ligeramente superiores.

Durante el Pleistoceno medio, concretamente en los grupos humanos europeos, se estaría dando un período de estasis en la expansión cerebral, durante el cual se estaría produciendo una nueva reorganización que permita el posterior incremento en el tamaño cerebral de los neandertales.

Confirmamos la reducción de tamaño corporal y cerebral en las poblaciones humanas más recientes (Paleolítico Superior-Holoceno) aun manteniendo los mayores cocientes de encefalización.

Capítulo 7.

Sistema sanguíneo cerebral.

7.1. Introducción y antecedentes

7.1.1. Componentes del sistema sanguíneo cerebral y su funcionamiento.

En la superficie del molde endocraneal, nos vamos a encontrar con la impronta de algunos vasos sanguíneos y senos venosos duros que irrigaron y drenaron el complejo sistema circulatorio del cerebro en vida.

Para su estudio, y la comprensión del significado biológico que tienen, se hace necesario el conocimiento del sistema sanguíneo que irriga al cerebro.

El cerebro, durante su actividad vital, requiere una gran cantidad de suministro sanguíneo, y mantiene un nivel bastante alto de flujo sanguíneo constante bajo las más diversas condiciones fisiológicas (Moskalenko, 1980). El encéfalo utiliza él sólo el 20% del O₂ suministrado al organismo. Toda perturbación, aunque sea de corta duración, en los aportes de O₂, lleva consigo menoscabos funcionales graves, a menudo irreversibles. Es por tanto de extraordinaria importancia una buena circulación cerebral (Lecomte, 1978).

El parámetro básico del sistema de circulación total cerebral, es la **intensidad del flujo sanguíneo**. Éste depende de las presiones sanguíneas **venosas y arteriales**, la tensión de los gases sanguíneos, el estado del sistema que está determinado por el volumen de sangre dentro de la cavidad craneal, el tono de los vasos sanguíneos, el consumo de O₂ y glucosa, su actividad funcional....etc (Moskalenko, 1980).

El **flujo sanguíneo** que recorre el cerebro, al igual que en el resto del organismo, se divide en **arterias** (que llevan la sangre oxigenada al cerebro) y **venas** (que recogen la sangre con el CO₂). El sistema de drenaje venoso además, puede ser superficial y profundo (Ver Schaller, 2004).

7.1.1.1. Arterias

El conjunto arterial que penetra en el complejo neurocraneal, se deriva de las arterias carótidas (interna y externa) y de las arterias vertebrales, que entran al encéfalo como una única arteria basilar.

- De la arteria carótida interna van a surgir la arteria cerebral anterior y la arteria cerebral media. La arteria cerebral posterior lo hace a partir de la arteria basilar (Gray, 1995). Estos tres grupos de arterias cerebrales van a irrigar el córtex cerebral, de manera que la arteria cerebral anterior alimenta a los lóbulos frontal y parietal, la media a los lóbulos parietal, temporal y occipital, y la posterior lo hace con los lóbulos temporal y occipital (Martin, 1998).
- La distribución sanguínea cortical en los humanos actuales, se hace en las siguientes proporciones (Lecomte, 1978):
 - 62% hacia la arteria cerebral media
 - 20% hacia la arteria cerebral posterior
 - 18% hacia la arteria cerebral anterior

Como vemos es la arteria cerebral media la que lleva una carga más importante.

- De la arteria carótida externa, surgen la arteria temporal superficial y la maxilar interna, que se divide en varias ramas, siendo algunas de ellas la arteria meníngea media, (destacable en el estudio de los moldes endocraneales cerebrales), o la temporal profunda entre otras (Gray, 1995).

Las membranas que protegen al cerebro (meninges) también reciben flujo sanguíneo. La que más nos interesa, debido a su estrecha relación con la pared interna del cráneo, y que permite estudiar su impronta en los moldes endocraneales es la duramadre, que también es irrigada por algunas ramas de la arteria carótida interna y externa la cual se extienden entre la duramadre y el hueso.

La duramadre, en su región de la fosa craneal anterior, recibe sangre de las ramas meníngeas anteriores, de la arteria etmoidal anterior y posterior, de la arteria carótida interna y de la arteria meníngea media.

En la fosa craneal media, recibe sangre de la arteria meníngea media, una rama de la arteria lacrimal y de la faríngea ascendente. Finalmente, la región craneal posterior es irrigada por algunas ramas meníngeas de la arteria occipital, la meníngea posterior desde la arteria vertebral y una rama de la arteria meníngea media (Gray, 1995).

7.1.1.2. Venas

El sistema venoso que irriga el cerebro, se divide en superficial y profundo. En el profundo, podemos destacar nombres como la vena de Galeno y el seno recto, que drenan sangre de las regiones interiores de la sustancia blanca, los ganglios basales y partes del diencefalo (Martin, 1998).

La circulación superficial, descarga en los llamados senos venosos dures. Los senos de la duramadre, son canales venosos, análogos a las venas, ubicados entre dos capas de duramadre y tapizados por la capa de endotelio o membrana que reviste a las venas (Gray, 1995; Martin, 1998)

Los principales senos de la duramadre son:

Seno de Breschet o eseno-parietal, Seno longitudinal o sagital superior, Seno longitudinal o sagital inferior, Seno transverso, Seno recto, Seno occipital, Seno marginal, Seno sigmoideo, Seno petroso superior, Seno petroso inferior, Seno cavernoso, Seno circular.

Los distintos senos venosos reciben el flujo sanguíneo de las venas que recorren el cerebro, sirviendo como afluentes a lo largo de su recorrido.

SENO SAGITAL SUPERIOR (Ss-R)

Recibe de Venas prefrontales (cerebrales superiores)
 Venas frontales (cerebrales superiores)
 Venas parietales (cerebrales superiores)
 Venas meníngeas medias

SENO SAGITAL SUPERIOR (Ss-P)

Se suma la Vena de Trolard (anastomótica superior)
 Venas meníngeas medias

SENO SAGITAL SUPERIOR (Ss-C)

Se suman las Venas occipitales (cerebrales superiores)

SENO TRANSVERSO (St-) su calibre aumenta en sentido medial lateral

Recibe de seno sagital
 Venas occipitales (cerebrales inferiores)
 Vena de Labbé (anastomótica inferior)
 Seno recto
 Seno occipital

SENO SIGMOIDEO (Ssg-)

Recibe de Vena de Labbé
 Seno petroso superior (en su unión con el seno transversal)
 Seno occipital
 Vena emisaria mastoidea (conecta con las venas extracraneales)

Es el colector de toda la sangre venosa de los senos de la duramadre.
Recibe de los senos antero inferiores y postero inferiores.

Fuentes:

“Neuroanatomía” apuntes de los Doctores Agustín Folgueira y Marcelo Acuña, del Departamento de Anatomía de la Facultad de Medicina de la Universidad de Buenos Aires, (ver : http://www.fmv-uba.org.ar/grado/medicina/ciclo_biomedico/primer_a%F1o/anatomia/senos%20venosos%20d%20urales.pdf)

Las siglas marcadas entre paréntesis definen los puntos del recorrido del flujo sanguíneo que serán utilizados en el punto 7.4.4. que se verá más adelante. De esta forma, podemos saber los afluentes sanguíneos en cada región.

La región posterior del cerebro, compuesta por los hemisferios parietales y occipitales, recibe un mayor riego sanguíneo (ver figura 7.1.), sobre todo en los componentes de la sustancia gris (Lecomte, 1978; Luyendijk, 1968). Es de gran interés por tanto, el análisis de los senos duros que se relacionan con la región cerebral occipital (ver punto 7.1.6.)

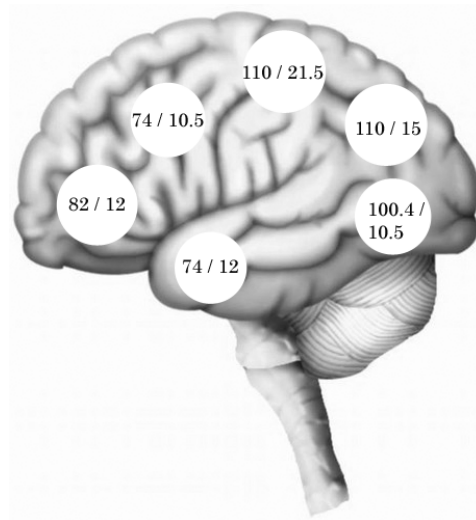


Figura 7.1. Relación de la irrigación de las diferentes regiones cerebrales.

Sustancia gris (células) / Sustancia blanca (fibras).

Modificado de Luyendijk, 1968 & Lecomte, 1978.

7.1.2. Trabajos previos en el estudio del flujo sanguíneo cerebral en moldes endocraneales.

En la mayoría de los estudios realizados sobre moldes endocraneales del registro fósil, se ha considerado la descripción del patrón de las arterias meníngicas medias y sus ramificaciones, y se ha tratado como un apartado destacado. En la literatura, se pueden encontrar diversos nombres para referirse a este sistema sanguíneo que rodea el cerebro: vasos meníngicos, impresiones vasculares, sistema vascular, etc... También siempre que ha sido posible, se han descrito los senos venosos duros (ver Balzeau *et al.*, 2005; Bruner, 2003; Bruner y Sherkat, 2008; Falk, 1987; Falk y Gage, 1998; Grimaud-Hervé *et al.*, 2006; Jeffery, 2002; Neubauer *et al.*, 2004; Bruner *et al.*, 2003; Broadfield, 2001; Bruner *et al.*, 2005; Dean, 1998; Falk y Gage, 1997; Hyung Ki *et al.*, 2008; O'Loughlin, 1996; Rosas *et al.*, 2008...etc.).

La información proporcionada por estos caracteres, nos hablan de las características del flujo sanguíneo cerebral del individuo. Como bien apuntó Bruner (2003), la red vascular está relacionada con las principales funciones y requerimientos cerebrales, conocidos como suministro energético y termorregulación. El sistema vascular de los endocráneos, ofrece información fisiológica adicional útil para un enfoque más funcional.

El estudio del sistema sanguíneo de los moldes endocraneales del registro fósil, ha proporcionado varias conclusiones interesantes. Algunas de ellas son:

- en el linaje de los australopitecinos, sobre todo los robustos, es claro el desarrollo de un sistema de drenaje Occipito-marginal (Falk y Conroy, 1983; Falk y Gage 1997, 1998)
- el seno sagital superior se desvía hacia el seno transversal derecho en alrededor de un 85% de los fósiles y un 80% en poblaciones actuales (Campillo, 2004; Grimaud-Hervé, 2004)
- las ramas de la arteria meníngea media muestran una dominancia diferente dependiendo del grupo, siendo la posterior la dominante en el grupo de los *Homo erectus*, la anterior en las poblaciones de humanos modernos, y hay una equivalencia de las dos ramas en el grupo de los Neandertales (Grimaud-Hervé, 1997), aunque otros autores (Bruner *et al.* 2005) consideran algunas variaciones (ver punto 7.4.1.2.)
- el seno eseno-parietal también conocido como seno de Breschet, es bastante frecuente en los Neandertales, pero no en las poblaciones modernas (Gracia, 1991 y Grimaud-Hervé, 2004), aunque algunos autores no están de acuerdo con esta denominación, ya que este seno sería la unión artificial de la prolongación parietal de la rama anterior de las venas meníngeas medias y un canal dural localizado bajo el ala menor del esfenoides (San Millán Ruiz *et al.*, 2004)

7.1.3. Trabajos previos relacionados con el sistema sanguíneo cerebral del material de La Sima de los Huesos.

El yacimiento de La Sima de los Huesos (Atapuerca, España) ha dado numerosos restos craneales, que debido a su buen estado de conservación, permiten el análisis de las impresiones vasculares.

En el año 1985, Martínez, I. y Arsuaga, J.L. estudiaron algunos restos humanos neurocraneales de este yacimiento, analizando los fragmentos nominados como AT-18, perteneciente al cráneo 2, junto con AT-61 y AT-33 que forman parte del mismo cráneo, AT-17 + AT-31a + AT-31b relacionados como Parietal I y que pertenecen al cráneo 8 y AT-63 que forma parte del cráneo 1.

Dos de los fragmentos ya mencionados, AT-17 y AT-18, fueron incluidos también en un trabajo previo (Saban, 1984), siendo corregidas algunas conclusiones pocos años más tarde (Arsuaga *et al.*, 1991).

Gracia (1991) continuó con el estudio, incluyendo los nuevos fragmentos con los que se contaba. Así, hizo una descripción de AT-200, del conjunto que formaba el Parietal I, correspondiente al cráneo 8, incluyendo AT-173a y AT-173b, del cráneo 2, donde ya se incluyeron los fragmentos AT-126, AT-211, AT-36, AT-76 y AT-66, y del cráneo 1 al que se unieron los fragmentos AT-65, AT-86 y AT-122.

En 1997, Arsuaga *et al.*, en una definitiva presentación de los cráneos que hasta el momento se tenían en la colección craneal del yacimiento, reunieron los datos de los trabajos anteriores, e incluyeron datos nuevos sobre el seno Occipito-marginal hallado en algunos individuos de La Sima de los Huesos, como el cráneo 6 o un fragmento basioccipital con parte del foramen magnum AT-1661, ambos con un seno O/M amplio.

En estos trabajos, aparecen las primeras descripciones de rasgos endocraneales de fragmentos de La Sima de los Huesos, observando marcas dejadas principalmente por la arteria meníngea media y algunos senos.

7.1.3.1. Nuevos datos sobre el sistema sanguíneo cerebral de la colección de La Sima de los Huesos.

Hemos visto que el desarrollo y la presencia de algunos rasgos, caracterizan los distintos grupos de homínidos. Nos interesa conocer si el sistema sanguíneo cerebral del conjunto de endocráneos procedente del yacimiento de La Sima de los Huesos, muestra alguna tendencia, si comparte algún rasgo con la especie que la sucede, si se caracteriza por algo que la hace distintiva, intentar establecer modelos de circulación sanguínea cerebral a partir de las tendencias reveladas, detectar anomalías, y ver si hay relación entre flujo sanguíneo y desarrollo cerebral.

Para ello, vamos a analizar y comparar las marcas dejadas principalmente por los vasos meníngeos medios y todos aquellos senos venosos duros que puedan describirse y medirse, centrando nuestra atención en la región posterior del cerebro, que como vimos anteriormente, recibe un mayor riego sanguíneo.

Los puntos que destacamos en este trabajo son los siguientes:

- Descripción y clasificación de los vasos meníngeos medios
- Presencia/ausencia del seno de Breschet (o gran vena anterior, o seno eseno-parietal)
- Senos venosos duros:
 - desviación del seno sagital hacia el transversal,
 - presencia del seno OM,
 - patrones de confluencia de senos
- Recorrido del flujo sanguíneo a lo largo de los senos venosos duros.

7.1.4. Descripción y clasificación de los vasos meníngeos medios

El sistema vascular tiene un papel principal en el metabolismo y posiblemente en la termorregulación de los volúmenes corticales, pero hay poca información disponible para describir y cuantificar la variabilidad de este rasgo tanto en poblaciones actuales como extintas (Marcozzi, 1942; Falk y Nicholls, 1992; Falk, 1993; Grimaud-Hervé, 1997; Bruner *et al.*, 2003b; Bruner *et al.*, 2005).

El patrón del sistema meníngeo, se ha registrado comúnmente en base a dos sistemas de clasificación desarrollados a principios del siglo pasado (ver figura 7.2.).

Clasificación Giuffrida Ruggieri (1912): Para este tipo de clasificación se considera la distribución y desarrollo de los vasos menínges medios. Describe la ramificación y topografía de los vasos en el endocráneo.

Clasificación Adachi (1928): Esta es la clasificación de los vasos menínges medios estándar más simple. En este caso, el patrón del sistema meníngeo se registra más comúnmente en términos de la derivación de la rama media (obélica). Si deriva de la rama anterior (bregmática), el patrón es Adachi tipo I. Si deriva de la rama posterior (lambdática), el patrón es Adachi tipo II. La derivación de la red obélica desde ambas ramas principales se denomina Adachi tipo III (Bruner, E., y G. Manzi. 2008).

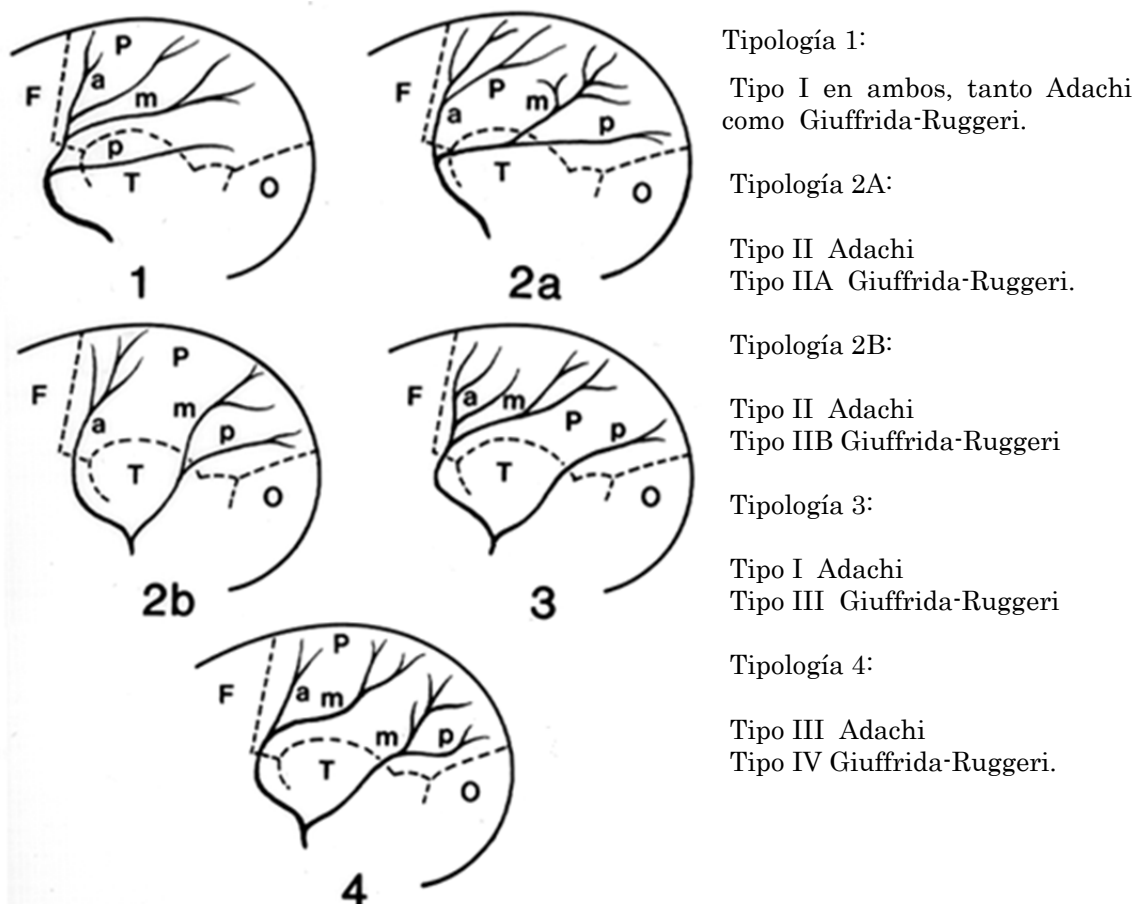


Figura 7.2. Patrón de las arterias menínges medias según Giuffrida Ruggieri (1912) (Saban, 1984). Fuente: “Anatomy Atlases” de Ronald A. Bergman.

F: frontal; O: occipital; T: temporal; a: anterior; m: media; p: posterior

7.1.5. Presencia del seno de Breschet

El seno de Breschet, o lo que Breschet mismo denominó seno esfenoparietal, también conocido como la gran vena anterior, fue definida por él como una variedad de la vena meníngea anterior, muy desarrollada y aislada (Saban, 1984).

Según Grimaud-Hervé (1997) se distingue porque es vertical, descendente, va desde el canal sagital por el hueso parietal hasta el ala menor del hueso esfenoides, y se localiza al lado de la sutura coronal.

Algunos autores (San Millán Ruiz *et al.*, 2004), consideran que es una combinación artificial de dos estructuras venosas, y que son la porción parietal de la rama anterior de las venas meníngeas medias y el seno del ala menor del esfenoides, y por eso no lo aceptan como tal seno. A pesar de este hecho, el seno de Breschet ha sido analizado tanto en moldes endocraneales cerebrales como en la superficie endocraneal de algunos restos fósiles.

Grimaud-Hervé (1997, 2004), concluye que el seno de Breschet está presente en un alto porcentaje de los individuos de la especie *Homo neanderthalensis*.

Bruner (2003) y Bruner & Manzi (2008), recogen estos y otros resultados para concluir también que la marca del seno de Breschet es un rasgo bastante raro, con poca presencia en los *Homo erectus* de Asia, con una incidencia extremadamente baja en humanos modernos, pero una alta frecuencia en Neandertales y pre-Neandertales (Gracia, 1991; Saban, 1995; Grimaud-Hervé, 1997)".

7.1.6. Senos venosos duros

7.1.6.1. La confluencia de senos

La confluencia de senos está representada por la unión de los senos sagital superior, recto, occipital y transversos (Ki Park *et al.*, 2008). Se aloja en un lado de la protuberancia occipital interna (ver figura 7.3.), y desde él se deriva el seno lateral (o transversal) hacia el que se desvía el flujo procedente del seno sagital (Gray, 1995).

El seno lateral que no recibe el flujo sanguíneo desde el seno sagital, lo recibe desde el interior a través del seno recto (ver figura 7.4.)

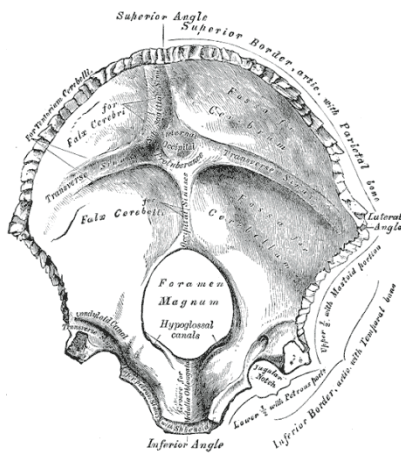


Figura 7.3. Escama occipital con la impronta interna de los senos venosos duros en la confluencia de senos o *Torcular Herophili* (Prensa de Herófilo).

Fuente Gray (1995)

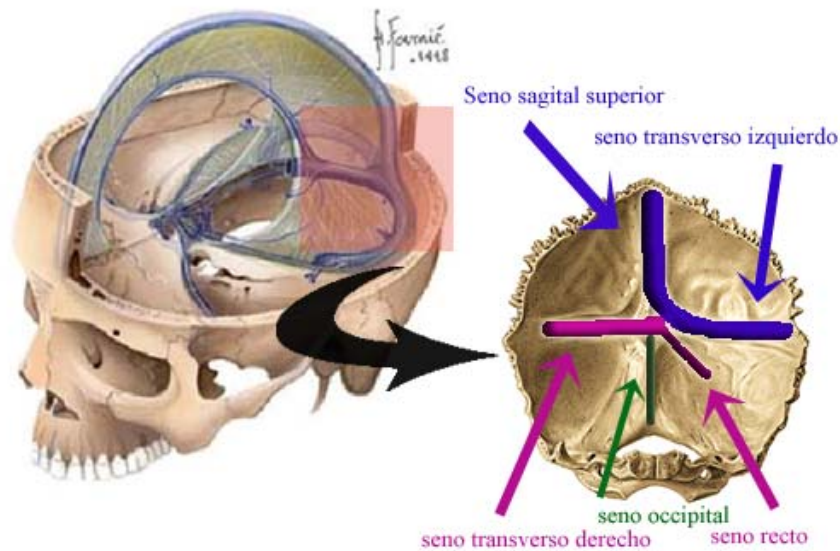


Figura 7.4. Representación interna de los senos venosos duros al nivel de la confluencia de senos. Fuente imágenes originales: Google. Modificado para este trabajo.

7.1.6.1.1. Desviación del seno sagital hacia el transverso

El seno sagital superior se desvía hacia el seno transverso derecho en alrededor de un 85% de los fósiles y un 80% en poblaciones actuales (Campillo, 2004; Grimaud-Hervé, 2004).

Esta desviación del seno sagital hacia un lado u otro, provoca una asimetría que parece no ser un rasgo taxonómico. Sin embargo, el seno transversal derecho generalmente recibe la sangre desde el seno longitudinal o sagital, mientras que el izquierdo recibe el flujo sanguíneo desde el seno recto (Gray, 1995).

7.1.6.2. Recorrido del flujo sanguíneo a lo largo de los senos venosos duros.

Rosas *et al.*, (2008) y Peña-Millán *et al.*, (2011) introducen esta idea tomando las medidas del grosor de los senos occipitales en varios puntos de su recorrido, comparando entre varios grupos de humanos fósiles. En esta tesis nos valemos de esta idea para realizar un estudio comparativo a varios niveles, evolutivo y de desarrollo, como se verá más adelante.

7.2. Método

7.2.1. Descripción y clasificación de los vasos meníngeos medios en los endocráneos de La Sima de los Huesos

Se ha obtenido una imagen bidimensional de cada uno de los hemisferios de los endocráneos de estudio. Con ayuda de la imagen tridimensional de los mismos, se va haciendo el seguimiento del recorrido de los vasos meníngeos sobre la superficie endocraneal y se van resaltando en la imagen bidimensional, dibujando su patrón.

Una vez extraído su patrón se describe y se clasifica según Giuffrida Ruggieri y Adachi, realizando un posterior análisis porcentual y comparativo.

La rama anterior se denomina *bregmática*; la rama media se denomina *obélica*; la rama posterior se denomina *lambdática*.

7.2.2. Presencia del seno de Breschet en los endocráneos de La Sima de los Huesos

Debido a que la mayoría de los individuos analizados en el presente trabajo no tienen la base del cráneo, y por tanto el seno del ala menor del esfenoides no se ha conservado, hemos buscado la presencia de lo que podría ser la porción parietal de la rama anterior de las venas meníngeas medias, sobre las imágenes bidimensionales utilizadas en el apartado anterior (7.2.1.).

7.2.3. Senos venosos duros

De la misma forma que se hizo en el apartado 7.2.1., se ha obtenido una imagen bidimensional de la región occipital de cada endocráneo de estudio. Con ayuda de la imagen tridimensional de los mismos, se va haciendo el seguimiento del recorrido de los senos occipitales sobre la superficie endocraneal y se van resaltando en la imagen bidimensional, dibujando su patrón.

7.2.3.1. La confluencia de senos en los endocráneos de La Sima de los Huesos

7.2.3.2. Desviación del seno sagital hacia el transversal

La observación detallada de cada uno de los individuos, permite discernir si el seno sagital deriva su flujo hacia el seno transversal derecho, izquierdo o si hay bifurcación.

Para realizar un estudio comparativo, se observaron las escamas occipitales (hueso físico) de los individuos estudiados en el apartado 7.3.3.2.2. y que se corresponden con una población de humanos actuales. Todos los patrones encontrados en este conjunto de individuos y los definidos en el conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos, se registraron en un conjunto de imágenes que representan los distintos patrones posibles observados de desviación del flujo sanguíneo en la región occipital.

7.2.3.3. Recorrido del flujo sanguíneo a lo largo de los senos venosos duros.

Para ver el progreso del flujo sanguíneo en su recorrido, desde el seno sagital hasta el sigmoideo poco antes de abandonar la circulación cerebral, se ha tomado la medida del grosor de los senos venosos duros en varios puntos de su recorrido (figura 7.5.), siguiendo la propuesta introducida por Rosas *et al.*, (2008).

Rosas *et al.*, (2008).

- Grosor del seno sagital a la altura de la cisura de Rolando (Ss-R)
- Grosor del seno sagital a la altura de la cisura perpendicular (Ss-P)

[Rosas *et al.*, (2008) usan una sola medida para el seno sagital SSS]

- Grosor del seno sagital en la curvatura hacia el seno transverso (Ss-C)
[mismo punto que SSS-TS de Rosas *et al.*, (2008)]
- Grosor del seno transverso en su zona media (St)

[Rosas *et al.*, (2008) no definen un punto concreto a lo largo del seno transverso, pero no consideramos que varíe mucho el grosor en todo su recorrido]

- Grosor de seno sigmoideo en su punto de máxima curvatura antes de abandonar el cerebro (Ssg)

Las tres primeras medidas (ss-R, ss-P y ss-C) consideran el grosor del seno sagital, desde la parte superior (punto más posterior del frontal) hasta que entra en la región occipital, y se convierte en seno transverso.

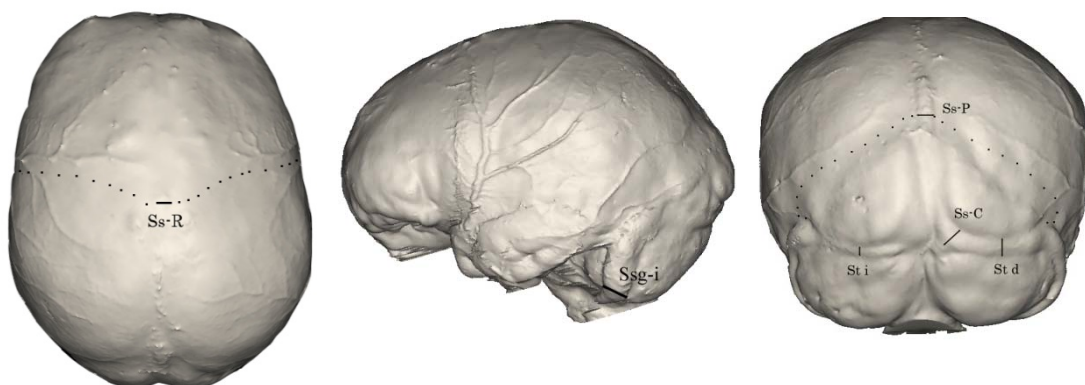


Figura 7.5. Puntos de los senos venosos duros donde se han tomado las medidas para el estudio del recorrido del flujo sanguíneo.

En la figura 7.6. se han indicado los puntos aproximados en los que han sido tomadas las medidas, y así poder también visualizar de dónde procede el flujo sanguíneo que van recibiendo a lo largo de su recorrido por el cerebro.

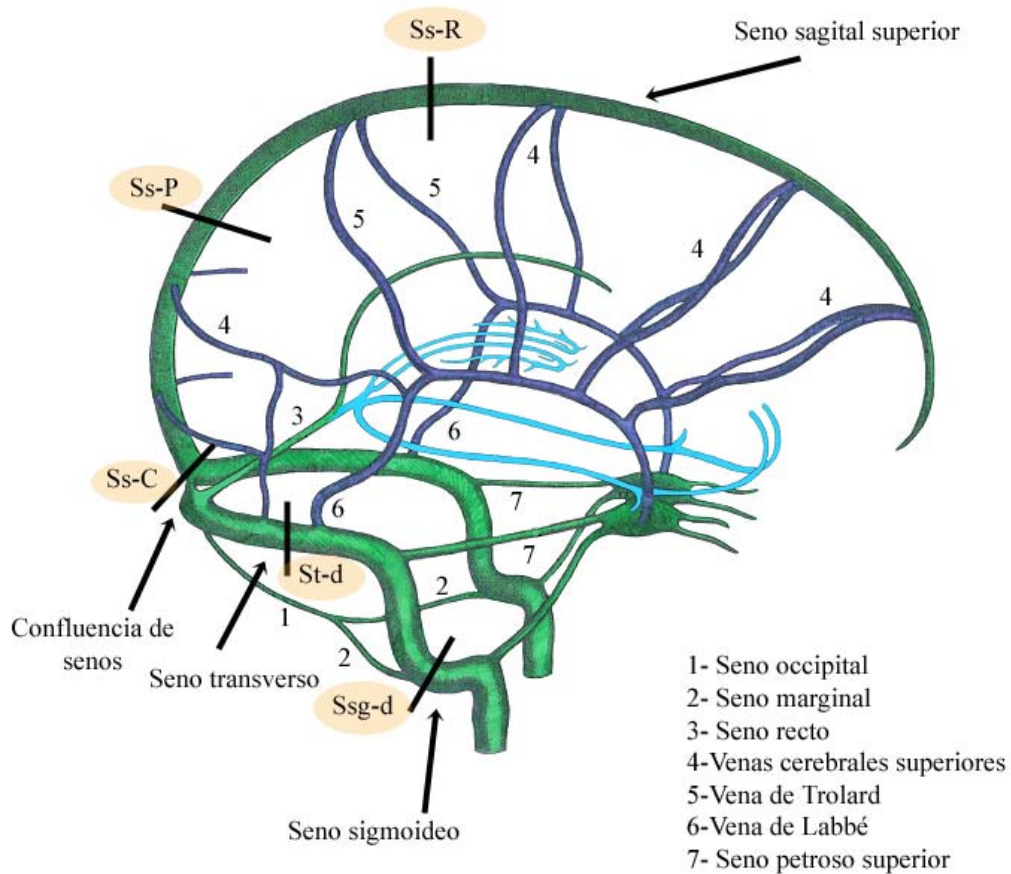


Figura 7.6. Senos venosos cerebrales. Aparecen marcados los puntos que se utilizan en este trabajo para analizar el recorrido del flujo sanguíneo. Modificado de “Neuroanatomía” (Doctores Agustín Folgueira y Marcelo Acuña).

7.3. Material

7.3.1. Descripción y clasificación de los vasos meníngeos medios en los endocráneos de La Sima de los Huesos

Endocráneos analizados: 2 (derecho e izquierdo), 3 (derecho e izquierdo), 4 (derecho e izquierdo), 5 (derecho e izquierdo), 6 (derecho e izquierdo), 7 (derecho e izquierdo), 8 (parietal izquierdo), 9 (derecho e izquierdo), 10 (izquierdo), 11 (izquierdo), 12 (derecho), 13 (derecho), 14 (derecho e izquierdo), 15 (derecho e izquierdo), 16 (derecho), 17 (izquierdo). Los hemisferios que faltan están incompletos, o está ausente la parte que registra la impronta de los vasos meníngeos medios.

7.3.2. Presencia del seno de Breschet en los endocráneos de La Sima de los Huesos

A algunos endocráneos les falta la región de interés en los dos hemisferios. Es el caso de los endocráneos 10 y 12. En todos los demás se ha podido analizar la región de interés en al menos un hemisferio. Se ha puesto especial atención a los endocráneos 2 y 8 con la intención de hacer una revisión puesto que ya habían sido analizados y publicadas las observaciones de este rasgo.

7.3.3. Senos venosos duros

7.3.3.1. La confluencia de senos en los endocráneos de La Sima de los Huesos

Los endocráneos 8, 12 y 13 carecen de occipital, por lo tanto no han podido ser analizados. En todos los demás hemos podido ver (o reconstruir en algunos casos) el patrón de los senos en esta región y así observar hacia donde se desvía el seno sagital o longitudinal.

7.3.3.1.1. Desviación del seno sagital hacia el transverso

7.3.3.2. Recorrido del flujo sanguíneo a lo largo de los senos venosos duros.

7.3.3.2.1. La Sima de los Huesos

Se han tomado las medidas descritas en el apartado 7.2.3.3. sobre todos los puntos en los que ha sido posible. En algunos endocráneos como son los individuos 8 y 10 no tenemos conservada la región de interés y en otros como son los endocráneos 12 y 13 solo tenemos una o dos medidas. En todos los demás al menos 3 medidas han sido obtenidas.

7.3.3.2.2. Poblaciones modernas

7.3.3.2.2.1. Colección de Sepúlveda (SEP)

Aprovechando que se habían seleccionado 4 individuos de la especie *Homo sapiens*, con volúmenes endocraneales similares a los endocráneos más completos de La Sima de los Huesos para algunos estudios ya mostrados a lo largo de este trabajo, se han medido también sus senos venosos duros, para comparar con los fósiles de igual tamaño y ver si hay diferencias destacables o por el contrario similitudes en los grosores de sus senos. De esta forma podremos ver si hay alguna relación entre el tamaño cerebral y el tamaño de los senos y por ende, extrapolarlo a la idea de la cantidad de flujo que circula por ellos.

Como ya vimos con anterioridad, los individuos de la especie *Homo sapiens* seleccionados por su volumen encefálico son los siguientes:

SEP 463 y 545 con volumen endocraneal similar a SH 5 y SEP 490 y 522 con volumen endocraneal similar a SH 4.

7.3.3.2.2. Colección de San Pablo (SP)

Son restos procedentes de la Iglesia de San Pablo de la localidad de Sepúlveda (Segovia) y de época Medieval. Son individuos seleccionados por edad para realizar un análisis de la variación que se observa en los senos duros en distintos grupos de edad.

SIGLA	EDAD
02.25 / 1-250 / 7504	2-3
02.25 / 1-250 / 7529	3-4
02.25 / 1-250 / 7592	3-4
02.25 / 1-250 / 7532	3-4
02.25 / 1-250 / 7558	4-5
02.25 / 1-327 / 7581	8-9
02.25 / 1-250 / 7606	10-11
02.25 / 1-250 / 7615	11-12
02.25 / 1-250 / 7511	11-12
02.25 / 1-405 / 7712	11-12
02.25 / 1-350 / 7538	12-13
02.25 / 1-350 / 7708	14-15
02.25 / 1-250 / 7591	15-16
02.25 / 1-350 / 7628	Adulto joven femenino
02.25 / 1-350 / 7613	Adulto joven masculino
02.25 / 1-350 / 7628	Adulto
02.25 / 1-250 / 7533B	Adulto femenino
02.25 / 1-250 / 7579	Adulto femenino
02.25 / 1-250 / 7512	Adulto femenino
02.25 / 1-250 / 7601	Adulto femenino
02.25 / 1-350 / 7603	Adulto femenino
02.25 / 1-250 / 7510	Adulto masculino
02.25 / 1-250 / 7571	Adulto masculino
02.25 / 1-250 / 7506	Adulto masculino
02.25 / 1-250 / 7611	Adulto masculino

Tabla 7.1. Los restos craneales del Monasterio de San Pablo (SP) seleccionados por edad para el análisis de los senos venosos duros del sistema sanguíneo.

7.3.3.2.3. Otros fósiles

En esta sección del estudio, se han considerado individuos pertenecientes a especies fósiles del género *Homo* próximas filogenéticamente a la colección de La Sima de los Huesos: *Homo erectus*, *Homo heidelbergensis* (Pleistoceno medio) y *Homo neanderthalensis*. Una parte de la muestra de comparación utilizada en esta sección, ha sido obtenida de los datos publicados en Rosas *et al.*, (2008). (Ver tabla 7.2. datos marcados (*))

individuo	especie
Trinil 2	<i>H. erectus</i>
Sm 3	<i>H. erectus</i>
Sangiran 2*	<i>H. erectus</i>
Sangiran 10	<i>H. erectus</i>
Sangiran 12*	<i>H. erectus</i>
Nanjing I*	<i>H. erectus</i>
Ng 3	<i>H. erectus</i>
Ng 1	<i>H. erectus</i>
Ng 6	<i>H. erectus</i>
Ng 10	<i>H. erectus</i>
Ng 11	<i>H. erectus</i>
ZKD III	<i>H. erectus</i>
ZKD XII	<i>H. erectus</i>
Swanscombe	<i>H. heidelbergensis</i>
Ndutu*	<i>H. heidelbergensis</i>
Kabwe	<i>H. heidelbergensis</i>
Reilingen*	<i>H. heidelbergensis</i>
Steinheim*	<i>H. heidelbergensis</i>
La Ferrassie 1	<i>H. neanderthalensis</i>
La Quina 5	<i>H. neanderthalensis</i>
La Chapelle	<i>H. neanderthalensis</i>
Tesick Tash	<i>H. neanderthalensis</i>
Neandertal	<i>H. neanderthalensis</i>
Gibraltar 1*	<i>H. neanderthalensis</i>
Biache 1*	<i>H. neanderthalensis</i>
La Chaise S12*	<i>H. neanderthalensis</i>
La Chaise S9*	<i>H. neanderthalensis</i>
La Chaise BD6*	<i>H. neanderthalensis</i>
Vindija*	<i>H. neanderthalensis</i>
Guattari 1*	<i>H. neanderthalensis</i>
Hortus XLIX*	<i>H. neanderthalensis</i>
Salzgitter 1*	<i>H. neanderthalensis</i>
Le Moustier 1*	<i>H. neanderthalensis</i>
Tabun 1*	<i>H. neanderthalensis</i>
Spy 1*	<i>H. neanderthalensis</i>
Spy 2*	<i>H. neanderthalensis</i>
SD 1149*	<i>H. neanderthalensis</i>
SD 1219*	<i>H. neanderthalensis</i>

Tabla 7.2. Muestra fósil utilizada para el análisis comparativo del grosor de los senos venosos duros. * datos publicados en Rosas *et al.*, (2008).

7.4. Resultados y discusión

7.4.1. Descripción y clasificación de los vasos meníngeos en la colección de La Sima de los Huesos

Endocráneo 2 (ver figura 7.7.1): el hemisferio izquierdo muestra una rama anterior bien desarrollada y con ramificaciones que se dirigen hacia la parte posterior del lóbulo frontal. De esta rama bregmática surge la rama obélica. No hay rastro de la rama lambdática. Hay una marca aislada en la parte más superior del lóbulo parietal, pero no se va a asignar a ninguna de las ramas. En el lado derecho, la rama anterior aparece escasamente ramificada. La rama media, que se dirige hacia la región posterior del lóbulo parietal, parece surgir de la rama anterior. La rama posterior, también se presenta ligeramente ramificada.

Muestra una primera rama aislada, que claramente se dirige hacia la región lambdática, y otra con menos extensión, pero subdividida en la región temporo-occipital. Ambos hemisferios presentan una tipología III G.R. (I Ad)

Endocráneo 3 (ver figura 7.7.2): ambos hemisferios presentan una rama anterior bien desarrollada y ramificada. La rama media, parece surgir de manera diferente en cada lado. En el hemisferio izquierdo, se bifurca la rama anterior apareciendo la posterior como un vaso aislado. En cambio, en el derecho, es la posterior la que se bifurca. Como consecuencia, tenemos dos patrones diferentes relacionados con los descritos en Lumley-Woodyear, M.A. (1973): Tipo IV G.R. (III Ad.) y Tipo III G.R. (I Ad.).

Endocráneo 4 (ver figura 7.7.3): las ramas anterior y posterior, se separan alrededor del lóbulo temporal, a lo largo del borde medial. Los vasos menígeos son claramente observables en este ejemplar en ambos hemisferios, aunque muestran mayor ramificación en el lado derecho. La rama bregmática es la más densamente ramificada en ambos lados.

La bifurcación de las ramas bregmática y obélica comienza en el origen de la fisura de Silvio, y la ramificación corre paralela a la extensión de este surco. Es incluso posible distinguir una pequeña ramificación frontal que se extiende anterior a la sutura coronal en el lado derecho.

La rama lambdática está extendida completamente en ambos hemisferios. Definimos este patrón dentro de la tipología IV G.R. (III Ad.) para ambos hemisferios.

Endocráneo 5 (ver figura 7.7.4): las ramas anterior y posterior se separan alrededor del lobulo temporal, a lo largo del borde medial. Este individuo muestra pocas impresiones vasculares, y fueron analizadas en un trabajo previo (ver Poza-rey & Arsuaga, 2009). De la misma forma que el individuo Endocráneo 3, presenta dos tipologías diferentes, una en cada hemisferio. Tipo II b G.R. (II Ad.) y Tipo III G.R. (I Ad.).

Endocráneo 6 (ver figura 7.7.5): cuentan con el mismo patrón en ambos hemisferios, pero el lado derecho muestra menor representación, debido a la falta de impronta por la no existencia previa de material craneal.

La rama bregmática tiene muchas bifurcaciones, pero la rama obélica surge a partir de la lambdática, y se bifurca también, irrigando la parte superior del parietal. Están dentro de la tipología IV G.R. (III Ad.)

Endocráneo 7 (ver figura 7.7.6): el hemisferio derecho, porque el izquierdo apenas muestra improntas. Las ramas bregmática y obélica surgen de la misma rama inicial, y por delante del temporal. La rama lambdática queda aislada y escasamente ramificada. El hemisferio izquierdo muestra una rama bregmática poco ramificada, y una lambdática que aunque truncada, podemos apreciar una ramificación hacia el parietal de lo que podría ser la rama obélica. Tipología III G.R. (I Ad.) y IIb G.R. (II Ad.)

Endocráneo 8 (ver figura 7.7.7): solo tenemos el parietal izquierdo. Parece que la rama obélica (con tres claras ramificaciones) se desprende de la bregmática al comienzo de la fisura de Silvio.

Observamos hacia la derecha (parte posterior del parietal) lo que podría ser la rama lambdática, que se desarrolla sola hacia dicha región, pero que finalmente se ramifica, uniéndose con la rama obélica. Tipología III G.R. (I Ad.)

Endocráneo 9 (ver figura 7.7.8): en ambos hemisferios vemos claramente a la rama lambdática recorrer sola el camino desde el foramen espinoso bajo el temporal, hasta la región lambdática del molde endocraneal. Ramas bregmática y obélica, se bifurcan desde una rama común antes de la región temporal. Tipología IV G.R. (III Ad.)

Endocráneo 10 (ver figura 7.7.9): en el lado izquierdo no se observa la rama bregmática, pero podemos decir que la bifurcación de la posible rama bregmática y obélica comienza en el origen de la fisura de Silvio, y la ramificación de la rama obélica corre paralela a la extensión de este surco. En la parte superior y hacia la región media del parietal, observamos que hay una gran cantidad de ramificaciones y además se da anastomosis (unificación de varias de estas pequeñas ramificaciones).

La rama lambdática se divide en varias ramas únicas, y una de ellas se unifica con la anastomosis ya citada. En el lado derecho nos falta una gran parte del endocráneo, no podemos asignar una tipología, pero observamos que también se da una anastomosis muy similar en la región homóloga al otro hemisferio. Tipología IV G.R. (III Ad.)

Endocráneo 11 (ver figura 7.7.10): solo contamos con la impronta del hemisferio izquierdo. Parece que la rama obélica se bifurca desde la bregmática, y no presenta mucha ramificación. La lambdática surge bien separada de la obélica, y se bifurca en dos ramas únicas. Tipología III G.R. (I Ad.)

Endocráneo 12 (ver figura 7.7.11): el hemisferio derecho la Tipología III G.R. (I Ad.). Ramas bregmática y obélica unidas, y con mucho desarrollo aunque con poca ramificación. Rama lambdática aislada. En el hemisferio izquierdo no se puede concretar una tipología.

Endocráneo 13 (ver figura 7.7.12): el hemisferio izquierdo apenas está conservado, por lo que no tenemos en cuenta sus improntas. Parece que la Tipología I G.R. (I Ad.) es la presente en este individuo. Todas las ramas se bifurcan desde una misma rama inicial, y lo hacen por delante del temporal.

Endocráneo 14 (ver figura 7.7.13): clara Tipología IV G.R. (III Ad.) en ambos hemisferios. Tanto de la rama bregmática como de la lambdática surgen dos ramas obélicas que se anastomosan.

Endocráneo 15 (ver figura 7.7.14): el hemisferio izquierdo, que muestra una clara Tipología III G.R. (I Ad.), con una rama lambdática aislada que muestra una gran extensión, y una rama obélica que surge de la bregmática. Parece que el hemisferio derecho mostraría el mismo patrón.

Endocráneo 16 (ver figura 7.7.15): surgen ramificaciones desde la rama bregmática que van a ocupar la región parietal. La rama lambdática surge sola, aunque luego se ramifica extendiéndose también hacia la región parietal. El hemisferio izquierdo no puede darnos ninguna información. Tipología IV G.R. (III Ad.)

Endocráneo 17 (ver figura 7.7.16): la rama obélica surge de la bregmática, bien ramificadas ambas. La rama lambdática parece haberse bifurcado en dos en una región muy próxima a su nacimiento. Después una de ellas se unifica con la obélica en el parietal y la otra situada más posterior en el endocráneo, parece ramificarse en la parte superior, y aunque no se aprecia bien en el endocráneo, es probable que esas ramificaciones se unieran con las que ascienden desde el parietal. El hemisferio derecho no puede darnos ninguna información. Tipología IV G.R. (III Ad.)

Endocráneo 2

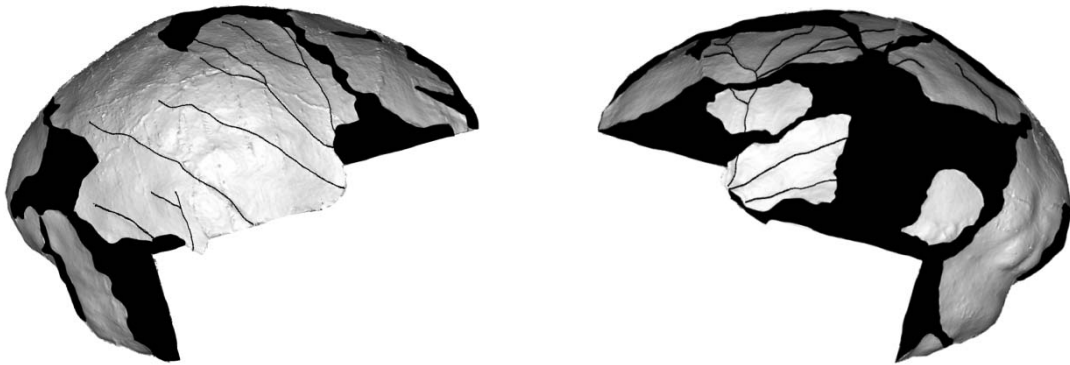


Figura 7.7.1 Patrón de los vasos meníngeos medios en el endocráneo 2 (sin escalar).

Endocráneo 3

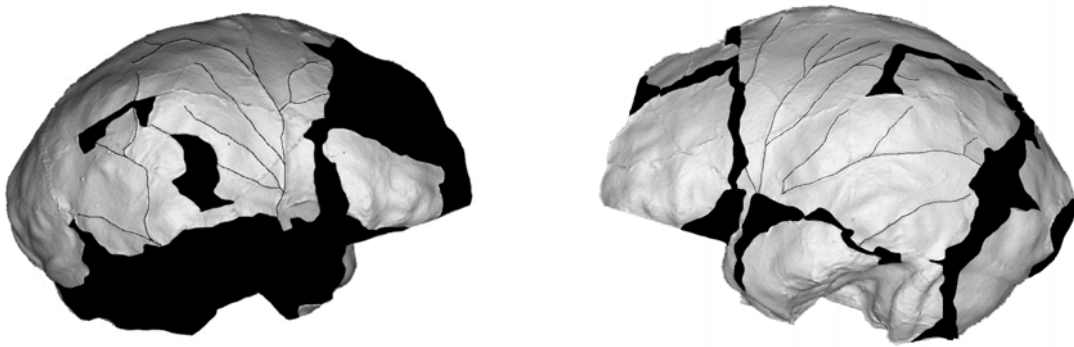


Figura 7.7.2 Patrón de los vasos meníngeos medios en el endocráneo 3 (sin escalar).

Endocráneo 4

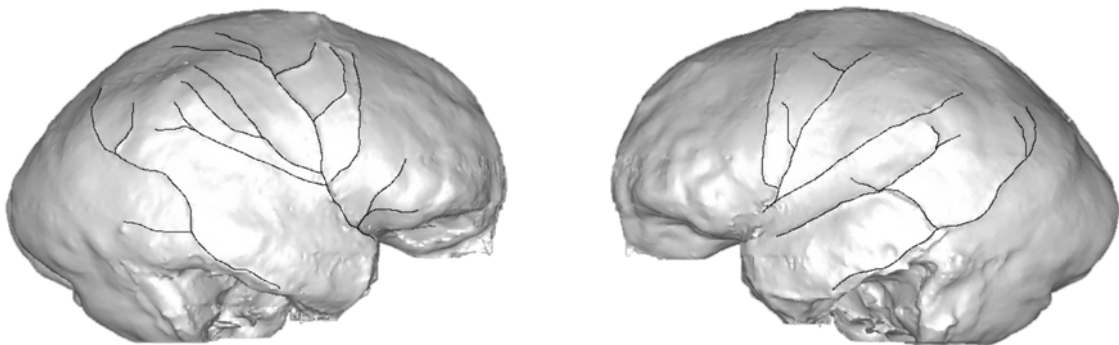


Figura 7.7.3 Patrón de los vasos meníngeos medios en el endocráneo 4 (sin escalar).

Endocráneo 5

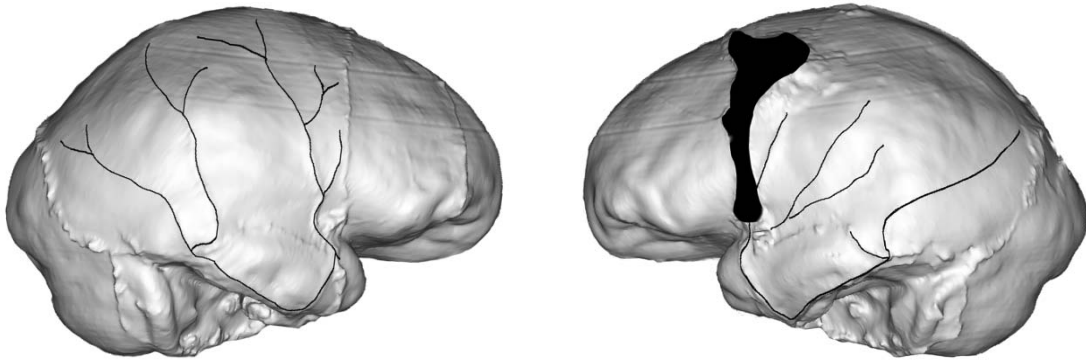


Figura 7.7.4 Patrón de los vasos menínges medios en el endocráneo 5 (sin escalar).

Endocráneo 6

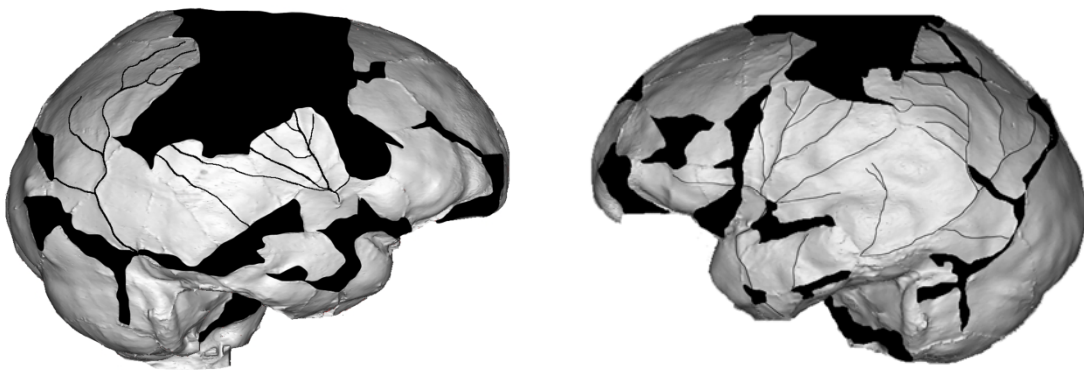


Figura 7.7.5 Patrón de los vasos menínges medios en el endocráneo 6 (sin escalar).

Endocráneo 7

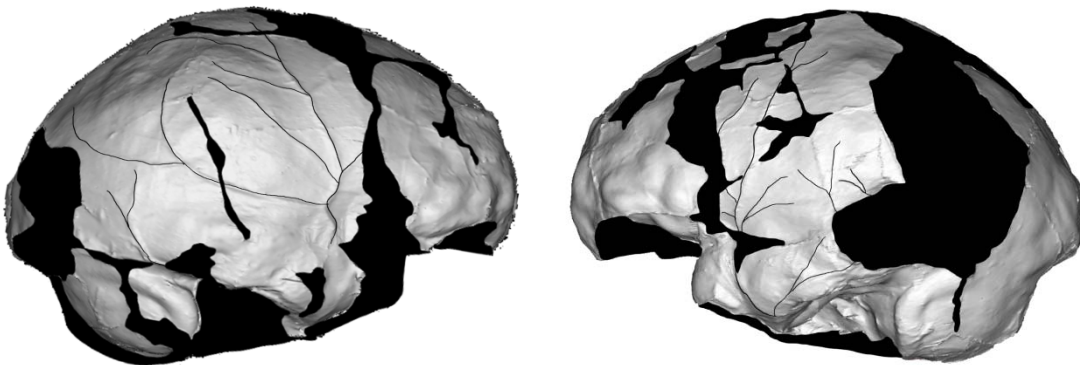


Figura 7.7.6 Patrón de los vasos menínges medios en el endocráneo 7 (sin escalar).

Endocráneo 8

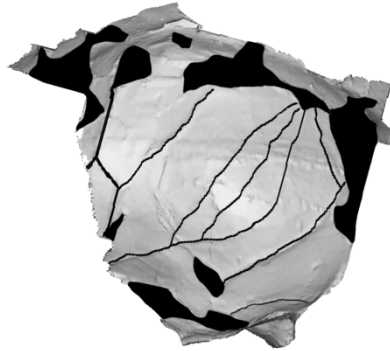


Figura 7.7.7 Patrón de los vasos menínges medios en el fragmento parietal del endocráneo 8 (sin escalar).

Endocráneo 9

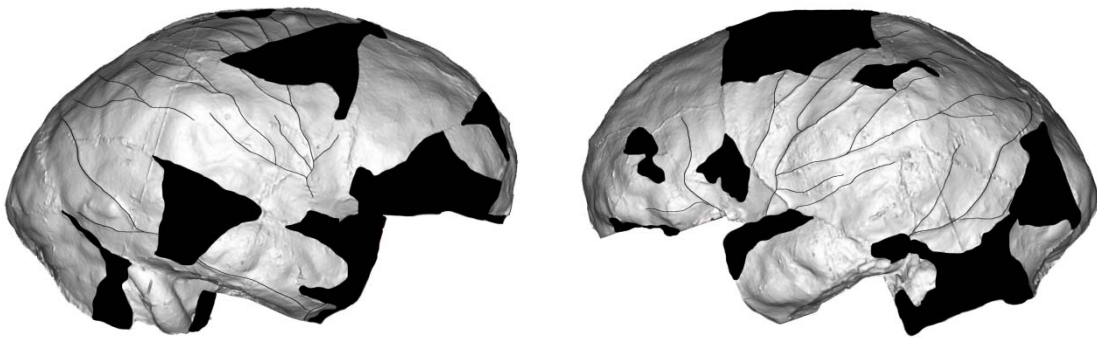


Figura 7.7.8 Patrón de los vasos menínges medios en el endocráneo 9 (sin escalar).

Endocráneo 10

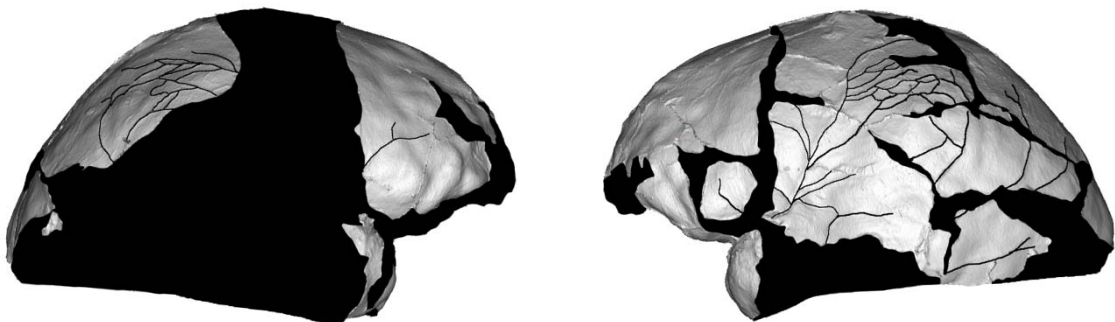


Figura 7.7.9 Patrón de los vasos menínges medios en el endocráneo 10 (sin escalar).

Endocráneo 11

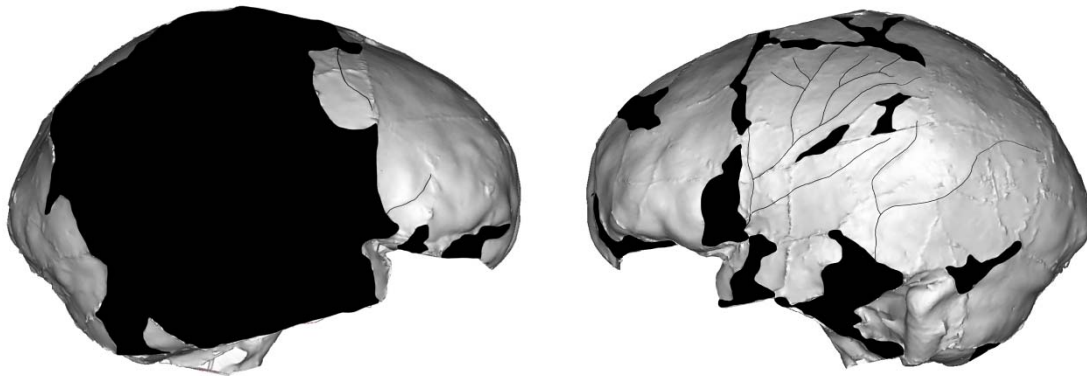


Figura 7.7.10 Patrón de los vasos meníngeos medios en el endocráneo 11 (sin escalar).

Endocráneo 12

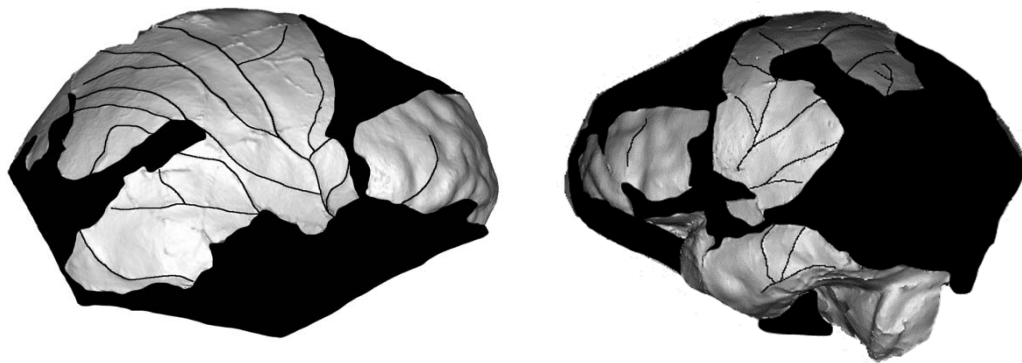


Figura 7.7.11 Patrón de los vasos meníngeos medios en el endocráneo 12 (sin escalar).

Endocráneo 13

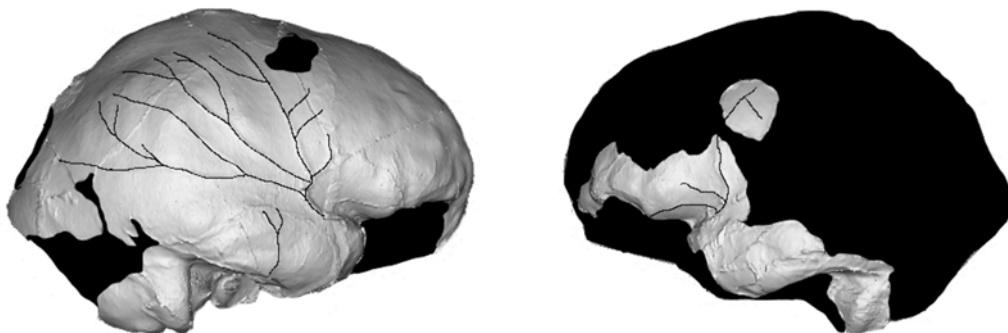


Figura 7.7.12 Patrón de los vasos meníngeos medios en el endocráneo 13 (sin escalar).

Endocráneo 14

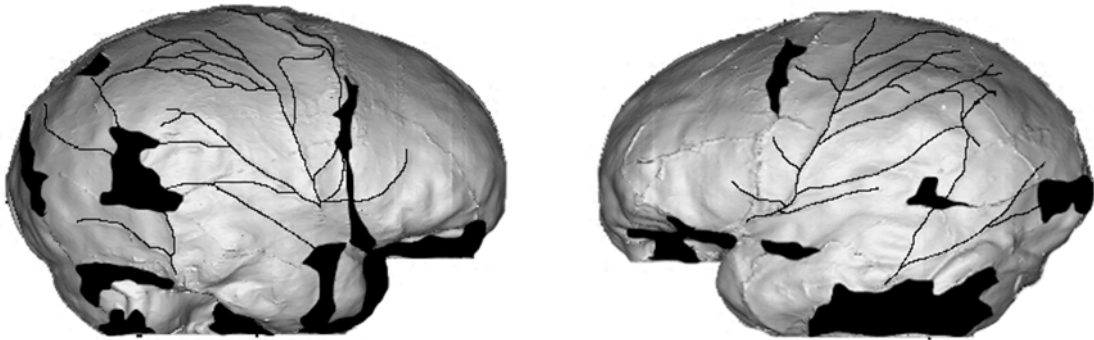


Figura 7.7.13 Patrón de los vasos meníngeos medios en el endocráneo 14 (sin escalar).

Endocráneo 15

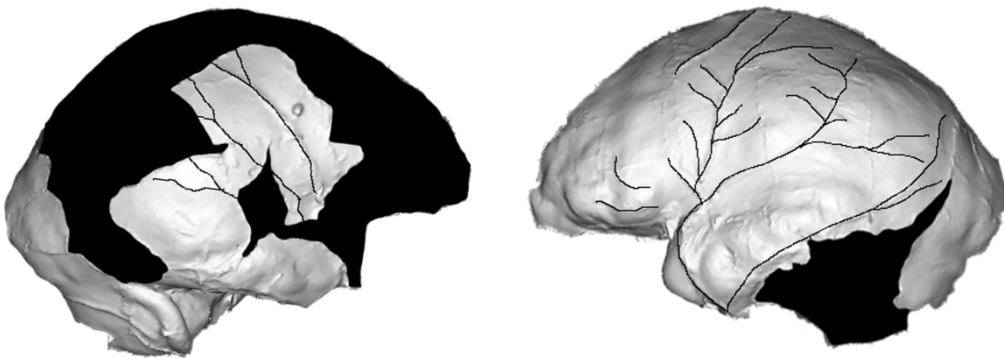


Figura 7.7.14 Patrón de los vasos meníngeos medios en el endocráneo 15 (sin escalar).

Endocráneo 16

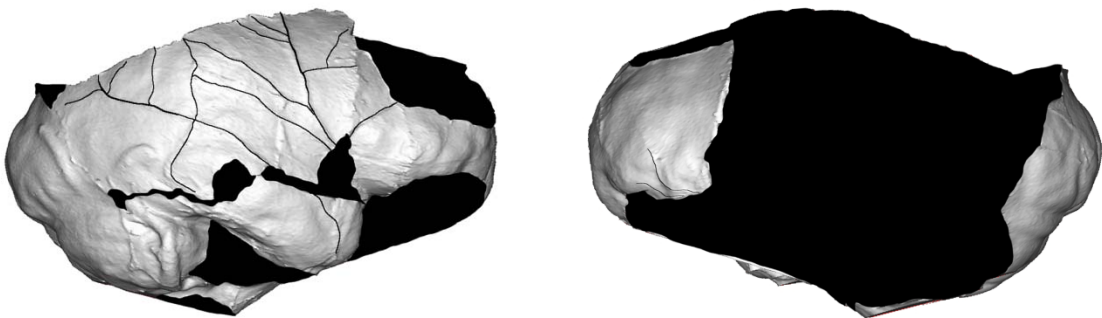


Figura 7.7.15 Patrón de los vasos meníngeos medios en el endocráneo 16 (sin escalar).

Endocráneo 17

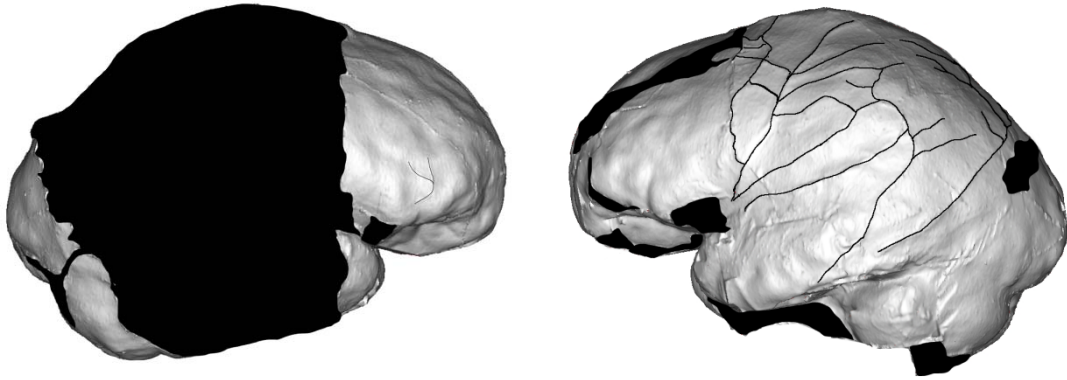


Figura 7.7.16 Patrón de los vasos meníngeos medios en el endocráneo 17 (sin escalar).

7.4.1.1. Giuffrida-Ruggieri

En la descripción que se ha realizado de cada uno de los endocráneos, se ha asignado una clasificación de la tipología G.R. (**Giuffrida-Ruggieri**) observada en cada uno de los hemisferios. Recogemos en la tabla 7.3. las tipologías observadas por endocráneo:

Ejemplar	Hemisferio derecho	Hemisferio izquierdo
<i>Endocráneo 2</i>	Tipo III G.R.	Tipo III G.R.
<i>Endocráneo 3*</i>	Tipo IV G.R.	Tipo III G.R.
<i>Endocráneo 4</i>	Tipo IV G.R.	Tipo IV G.R.
<i>Endocráneo 5*</i>	Tipo II b G.R.	Tipo III G.R.
<i>Endocráneo 6</i>	Tipo IV G.R.	Tipo IV G.R.
<i>Endocráneo 7*</i>	Tipo III G.R.	Tipo II b G.R.
<i>Endocráneo 8</i>		Tipo III G.R.
<i>Endocráneo 9</i>	Tipo IV G.R.	Tipo IV G.R.
<i>Endocráneo 10</i>		Tipo IV G.R.
<i>Endocráneo 11</i>		Tipo III G.R.
<i>Endocráneo 12</i>	Tipo III G.R.	
<i>Endocráneo 13</i>	Tipo I G.R.	
<i>Endocráneo 14</i>	Tipo IV G.R.	Tipo IV G.R.
<i>Endocráneo 15</i>	Tipo III G.R.	Tipo III G.R.
<i>Endocráneo 16</i>	Tipo IV G.R.	
<i>Endocráneo 17</i>		Tipo IV G.R.

Tabla 7.3. Tipología Giuffrida-Ruggieri observada en cada uno de los hemisferios de los endocráneos de La Sima de los Huesos.

* Diferente patrón en cada hemisferio

A partir de estos resultados, se va a calcular el porcentaje de cada tipología dentro del conjunto, y se va a comparar con los resultados obtenidos en varios estudios sobre distintos conjuntos de humanos actuales (tabla 7.4.).

Estos estudios comparativos son: Giuffrida Ruggieri en 1912 sobre una población Italiana, Takashi Akiba en 1925 sobre una población Japonesa y Giovanni Bazzochi en 1933 sobre otra población Italiana, y cuyos resultados están recogidos en Saban (1984).

Tipología	Giuffrida Ruggieri (Italiana)	Giovanni Bazzochi (Italiana)	Takashi Akiba (Japonesa)	SH
T. I	32 %	7 %	13 %	4%
T. II b	27 %	21 %	32 %	8%
T. III	28 %	20 %	31 %	40%
T. IV	3 %	31 %	3 %	48%

Tabla 7.4. Porcentajes de las distintas tipologías de Giuffrida-Ruggieri para las arterias meningeas medias obtenidos en distintos trabajos sobre poblaciones humanas actuales (Saban, 1984) y las obtenidas en este estudio sobre La Sima de los Huesos

Los resultados de las tres poblaciones modernas, muestran a priori valores muy dispares y por tanto una gran variabilidad. Si observamos primero las dos poblaciones italianas, llama la atención que los valores extremos tanto superiores como inferiores sean los opuestos para cada grupo. Probablemente esto sea debido a alguna variación de tipo genético que ha podido quedar fijada en las poblaciones, ya que no consideramos que otro tipo de variaciones como la climática puedan ser tan importantes como para establecer tales diferencias entre poblaciones cercanas geográficamente. La población Japonesa y la población Italiana objeto de estudio de Giuffrida-Ruggieri, muestran un mismo porcentaje (muy pequeño) como extremo inferior para la tipología IV. En cambio la tipología I muestra una elevada variabilidad en los porcentajes calculados para cada población.

Lo que sí se puede destacar en todas ellas, son los valores prácticamente equivalentes para las tipologías III y IIb de G.R. , que permanecen en equilibrio, y que además son valores elevados.

Podrían considerarse por tanto (a falta de estudios más profundos) como las tipologías normales, comunes o más estables en las poblaciones modernas.

En el caso de La Sima de los Huesos, III y IV G.R. son los patrones mayoritarios y con valores muy alejados de los otros dos patrones.

Este patrón indicaría una buena irrigación de la región media del parietal, y además con una mayor implicación de la rama anterior.

7.4.1.2. Adachi

De la misma forma que se hizo para la clasificación de la tipología G.R. (Giuffrida-Ruggieri) en la descripción de cada uno de los endocráneos, se ha asignado una clasificación de **Adachi**. Recogemos en la tabla 7.5. las tipologías observadas por endocráneo:

Ejemplar	Hemisferio derecho	Hemisferio izquierdo
<i>Endocráneo 2</i>	Tipo I Ad	Tipo I Ad
<i>Endocráneo 3*</i>	Tipo III Ad	Tipo I Ad
<i>Endocráneo 4</i>	Tipo III Ad	Tipo III Ad
<i>Endocráneo 5*</i>	Tipo II Ad	Tipo I Ad
<i>Endocráneo 6</i>	Tipo III Ad	Tipo III Ad
<i>Endocráneo 7*</i>	Tipo I Ad	Tipo II Ad
<i>Endocráneo 8</i>		Tipo I Ad
<i>Endocráneo 9</i>	Tipo III Ad	Tipo III Ad
<i>Endocráneo 10</i>		Tipo III Ad
<i>Endocráneo 11</i>		Tipo I Ad
<i>Endocráneo 12</i>	Tipo I Ad	
<i>Endocráneo 13</i>	Tipo I Ad	
<i>Endocráneo 14</i>	Tipo III Ad	Tipo III Ad
<i>Endocráneo 15</i>	Tipo I Ad	Tipo I Ad
<i>Endocráneo 16</i>	Tipo III Ad	
<i>Endocráneo 17</i>		Tipo III Ad

Tabla 7.5. Tipología Adachi observada en cada uno de los hemisferios de los endocráneos de La Sima de los Huesos.

* Diferente patrón en cada hemisferio

Bruner *et al.* (2005), realizaron un estudio sobre la dimensión fractal de los vasos meningeos medios de 59 hemisferios, procedentes de tres especies humanas: *Homo erectus*, *Homo neandertalensis* y *Homo sapiens*, para tratar de establecer los cambios evolutivos que se han dado en el desarrollo de los vasos menígeos medios y el tipo de irrigación que proporcionan al cerebro.

Como resultado obtienen unos porcentajes de dominancia de cada patrón de Adachi, en cada una de las tres especies humanas antes citadas (figura 7.8.).

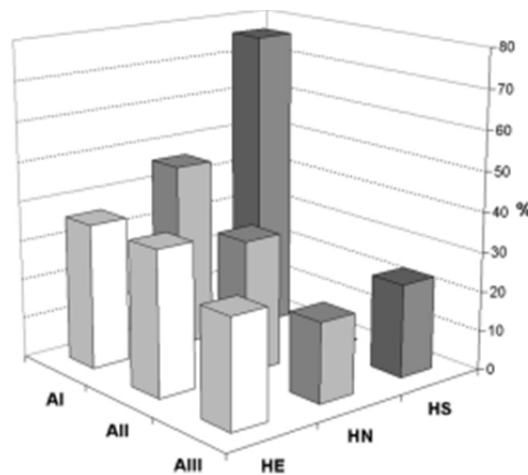


Figura 7.8. Porcentajes de los distintos patrones de Adachi en los tres grupos humanos (*Homo erectus*, *Homo neandertalensis* y *Homo sapiens*). Extraído de Bruner *et al.* (2005)

Como los mismos autores explican, “*las dos ramas contribuyen de manera comparable a la red parietal en Homo erectus. Los Neandertales muestran un incremento en la influencia de la rama anterior a través de un mayor porcentaje de la doble derivación de la rama obélica. En humanos modernos, hay una definitiva dominancia de la red anterior.*”

A pesar de no haber seguido el mismo procedimiento que Bruner y colaboradores (2005), entendemos que los resultados obtenidos en su trabajo muestran los patrones reales de dominancia de cada tipología de Adachi, y por ello consideramos que nuestro procedimiento y resultados son aceptables a la hora de realizar una comparación.

Los resultados obtenidos para los 25 hemisferios de la colección de La Sima de los Huesos, quedan registrados en la tabla 7.6.

Tipología	Total	Hemisf. Derecho	Hemisf. Izquierdo
T. I	44%	41.67%	46.15%
T. II	8%	8.33%	7.7%
T. III	48%	50%	46.15%

Tabla 7.6. Porcentajes de las distintas tipologías de Adachi para los vasos meningeos medios obtenidos en la muestra de La Sima de los Huesos.

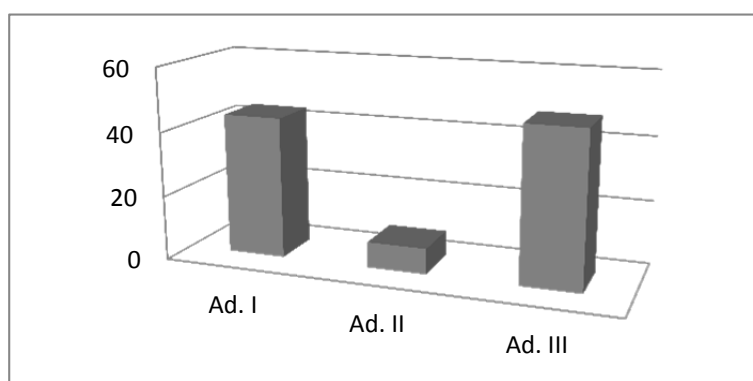


Figura 7.9. Representación gráfica de los porcentajes totales de las distintas tipologías de Adachi para los vasos meningeos medios de los endocráneos de La Sima de los Huesos.

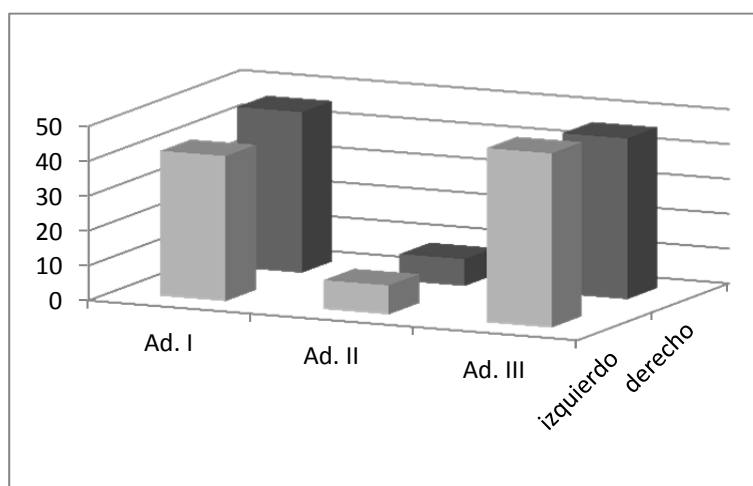


Figura 7.10. Representación gráfica de los porcentajes por hemisferio de las distintas tipologías de Adachi para los vasos meningeos medios de los endocráneos de La Sima de los Huesos.

Se observa que el patrón de Adachi II, relacionado con la exclusiva derivación de la rama media u obélica desde la rama posterior o lambdática, apenas se da en dos casos. Pero las tipologías que predominan en los endocráneos de La Sima de los Huesos son las representada por I y III Ad. (figuras 7.9. y 7.10.) y lo son en ambos hemisferios, con una gran diferencia respecto de Adachi II. Lo que confirmamos entonces a partir de estos resultados, es que la rama media u obélica, se va a desarrollar mayoritariamente a partir de la rama anterior o bregmática y por ramificación conjunta desde las ramas anterior y posterior (bregmática y lambdática).

Comparado con los porcentajes de los distintos patrones de Adachi vistos en los tres grupos humanos, el conjunto de La Sima de los Huesos sufre una disminución de la contribución única de la rama lambdática o posterior, muy parecido a lo que se observa en el conjunto de *Homo sapiens*, pero manteniendo bastante equilibrio en la irrigación conjunta procedente de rama anterior y posterior, que no se da en *Homo sapiens* donde se reduce en favor de la rama anterior.

Respecto a *Homo erectus* éstos muestran mayor importancia de la contribución de la rama anterior, similar a los Neandertales, pero en estos últimos disminuye la doble derivación que se ve en La Sima de los Huesos, a favor de la contribución de la rama posterior.

La necesidad de irrigar las regiones cerebrales con una mayor actividad puede ser la responsable de dicha diversidad, lo que nos habla de una reorganización cerebral diferente en cada especie, quizá con requerimientos energéticos desiguales. Como bien indican Grimaud-Hervé (1997), Bruner (2004) y Bruner *et al.* (2005), la distinta distribución de los vasos meníngeos en el cerebro, indica un equilibrio diferente en las regiones anterior y posterior del cerebro.

Los resultados que hemos obtenido, indican una diferencia importante en el tipo de irrigación entre *Homo erectus* -con bastante importancia de la rama posterior en la contribución a la red parietal- y los demás grupos-donde esa contribución se va reduciendo en favor de la rama anterior.

La mayor implicación de la rama anterior en la irrigación de la zona media del cerebro, podría haber sido un hecho importante y quizá crucial en el momento de la separación de *Homo erectus* y la rama evolutiva que acabará originando los linajes Neandertal y de los humanos anatómicamente modernos.

Observamos algunos individuos con diferentes patrones en cada hemisferio, y este es un hecho que se da en poblaciones modernas en diversos porcentajes y combinaciones (figura 7.11.), como demuestran en un trabajo Bruner *et al.*, (2003b).

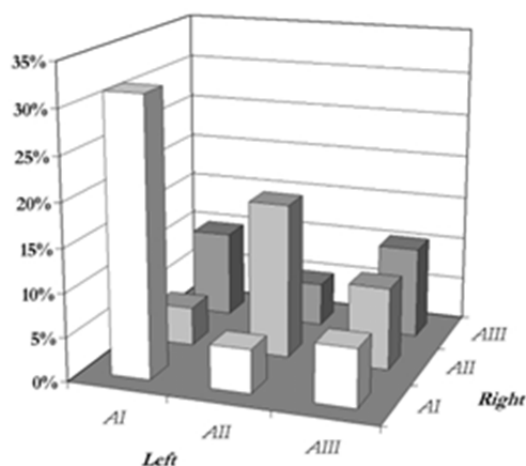


Figura 7.11. Representación de los porcentajes de cada tipología Adachi en cada hemisferio (derecho o izquierdo) en un conjunto de humanos actuales. Bruner *et al.*, (2003b).

Al menos 3 individuos en la colección de La Sima de los Huesos muestran combinación de patrones:

El endocráneo 3 (Ad. III y Ad. I), el endocráneo 5 (Ad. II y Ad. I) y el endocráneo 7 (Ad. I y Ad. II). Todas ellas se incluyen en combinaciones de bajo porcentaje en las poblaciones humanas modernas.

7.4.1.3. Breve revisión del patrón de los vasos meníngeos en otros fósiles.

Aunque ya se han incluido algunos patrones y estudios en las secciones anteriores, incluimos aquí una revisión bibliográfica con la descripción de algunos patrones en individuos fósiles concretos.

Los vasos meníngeos de ZKD, Hexian, Sangiran 2, Sangiran 10, Sangiran 12, Sangiran 17, Trinil 2, y Sm 3 son similares (aunque según Broadfield *et al.*, (2001), Sm 3 y Sangiran 8 recuerda también al de humanos modernos), ya que todos ellos tienen más ramas cubriendo las regiones medias a posterior (ver también Begun y Walker, 1993; Grimaud-Hervé, 1997; Holloway *et al.*, 2004).

La rama anterior del sistema meníngeo medio, parece estar más desarrollada también en Salé, KNM-WT 15000, y una muestra de Chinos modernos (Wu *et al.*, 2009).

El patrón de vasos meníngeos de Saccopastore 1 (en ambos lados), puede ser referido como el patrón II Adachi, con dominancia del sistema vascular posterior doblemente ramificado, más desarrollado comparado con la rama anterior, e incluye la rama obélica desplazándose hacia el área supramarginal (Bruner *et al.*, 2006; Bruner & Manzi, 2008).

De manera similar, Krapina 3 muestra una dominancia evidente de la red posterior, con una derivación de la rama obélica que sustenta la superficie parietal inferior. A este respecto, podría clasificarse como Tipo III Adachi (rama obélica derivada de ambos sistemas anterior y posterior), pero la dominancia de los vasos posteriores sobre los anteriores no queda bien establecida. En general, la red está bastante desarrollada (Bruner *et al.*, 2006).

El endocráneo de Krapina 6 muestra una red meníngea más arborizada, incluso sin claras anastomosis detectadas. Al contrario que con Saccopastore 1 y Krapina 3, muestra una clara dominancia de la rama anterior (Tipo I Adachi) que da una rama obélica larga y bifurcada. Los vasos posteriores apenas son reconocibles (Bruner *et al.*, 2006).

El endocráneo de Reilingen, ha sido clasificado dentro del patrón Tipo IIb Giuffrida-Ruggieri en 1912 y el de Swanscombe en Tipo IV por Le Gros Clark en 1964 (en Dean *et al.*, 1998).

La comparación de los endocráneos de La Sima de los Huesos, con las figuras representadas en Grimaud-Hervé (1997) sugieren que los ejemplares de La Sima de los Huesos, comparten más parecido con el patrón mostrado por otros fósiles del Pleistoceno medio europeo y Neandertales que con otros grupos fósiles (ver Anexos figuras A.7.1. y A.7.2.).

7.4.2. Presencia del seno de Breschet en los endocráneos de La Sima de los Huesos

En Gracia (1991) encontramos la asignación de lo que puede ser el seno de Breschet en los restos craneales que pertenecen al Parietal I de Atapuerca, posteriormente identificado como individuo Cráneo 8 de La Sima de los Huesos. También encontramos la descripción de las impresiones endocraneales del Cráneo 2, donde concluye la autora, no se encuentra el seno eseno-parietal o de Breschet.

Confirmamos la presencia del seno en el endocráneo 8 (figura 7.12.). El endocráneo perteneciente al cráneo 2, ha permitido visualizar una marca que ha quedado impresa de manera muy leve (aunque representa un vaso grueso), paralela a la sutura coronal y próxima a la rama bregmática de los vasos meníngeos medios (figura 7.13.). Por su situación y tipo de desarrollo, se considera la posible marca de un seno de Breschet.

Endocráneo 8

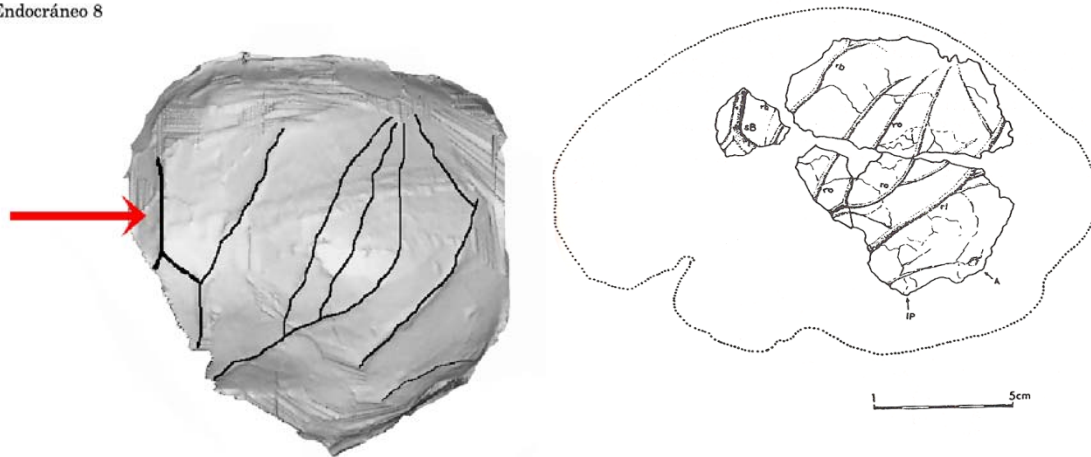


Figura 7.12. Representación de las marcas asociadas a los vasos meníngeos medios en el endocráneo 8. Izquierda: reconstrucción virtual. La flecha indica la porción de seno esfeno-parietal que queda conservada. Derecha: dibujo manual de las marcas sobre el hueso extraído de Gracia (1991).

Endocráneo 2

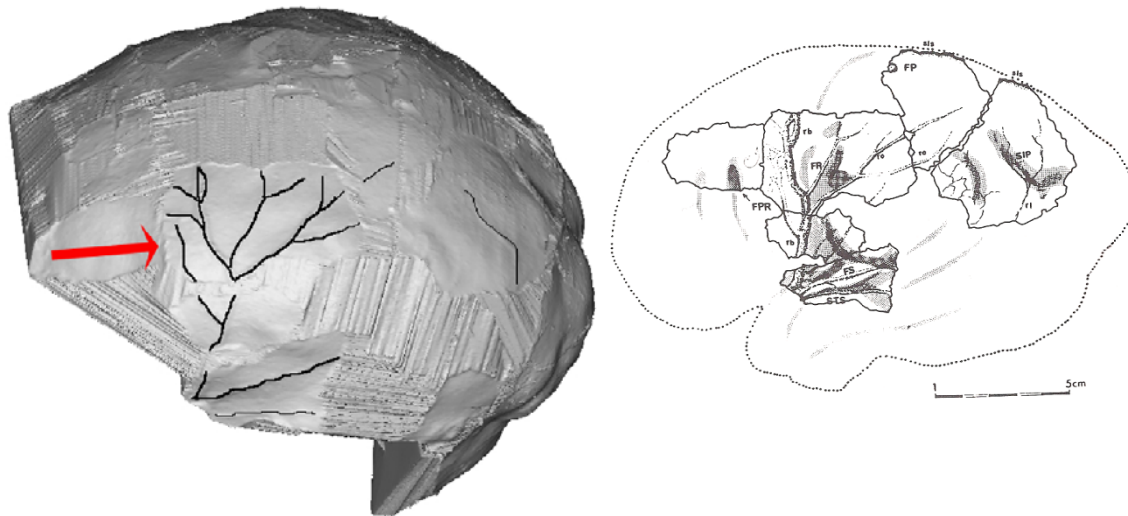
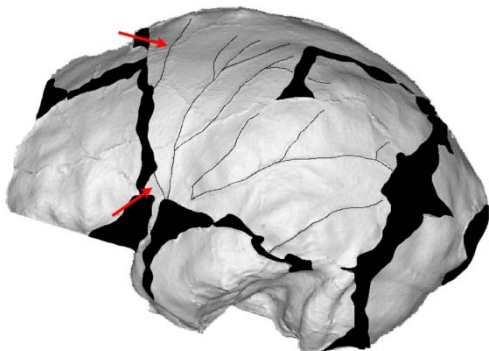


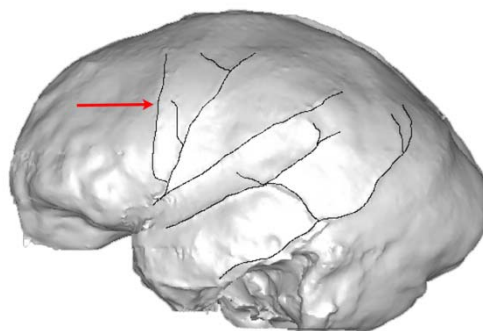
Figura 7.13. Representación de las marcas asociadas a los vasos meníngeos medios en el endocráneo 2. Izquierda: reconstrucción virtual. La flecha indica la porción de seno esfeno-parietal que queda conservada. Derecha: dibujo manual de las marcas sobre el hueso. Gracia (1991)

Siguiendo por tanto la descripción de Grimaud-Hervé (1997), se ha determinado la presencia del seno esfeno-parietal en los endocráneos 2, 3, 4, 6, 8 y 14 (ver figuras 7.12., 7.13. y 7.14.)

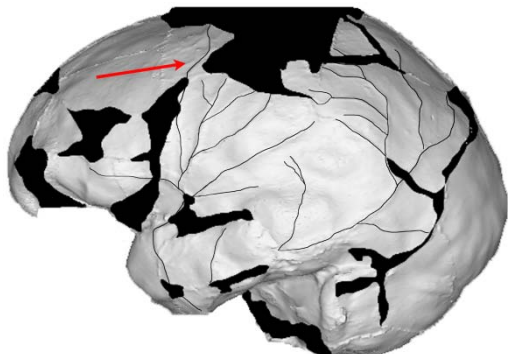
Endocráneo 3



Endocráneo 4



Endocráneo 6



Endocráneo 14

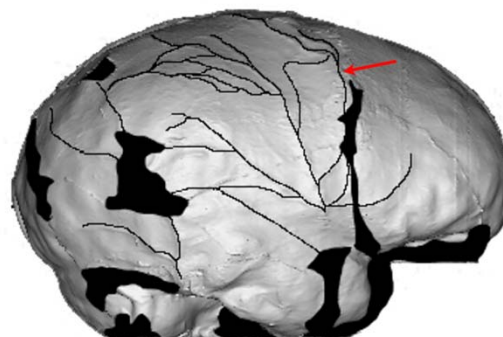
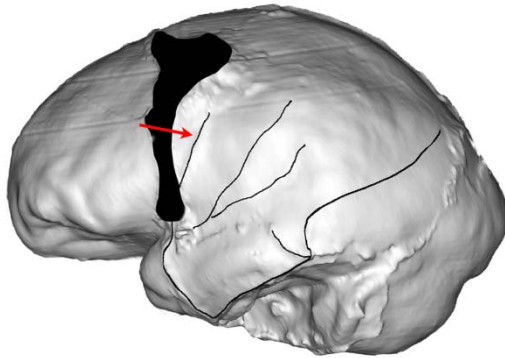


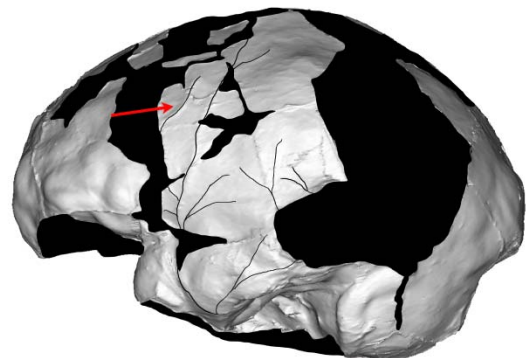
Figura 7.14. Presencia del seno esfeno-parietal o de Breschet en los endocráneos 3, 4, 6 y 14 de La Sima de los Huesos.

Podría estar presente también en el hemisferio izquierdo de los endocráneos 5, 7, 11, 15 y 17 pero no está tan claro porque aparece muy incompleto (figura 7.15.).

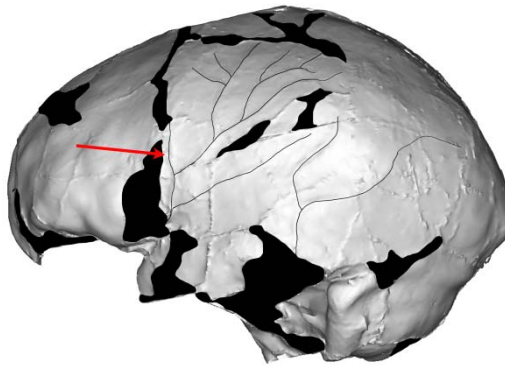
Endocráneo 5



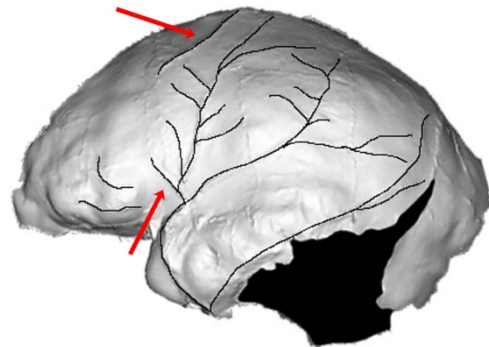
Endocráneo 7



Endocráneo 11



Endocráneo 15



Endocráneo 17

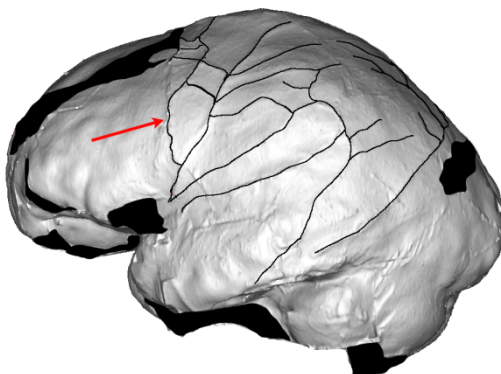


Figura 7. 15. Posible presencia del seno esfeno-parietal o de Breschet en los endocráneos 5, 7, 11, 15 y 17 de La Sima de los Huesos.

Por tanto, en la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos, más de la mitad de los ejemplares tienen o es posible que tengan seno eseno-parietal.

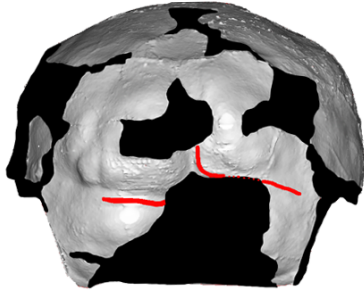
A partir de estos resultados, y teniendo en cuenta las descripciones que nos hablan de la baja frecuencia del seno de Breschet en poblaciones actuales y algunas especies fósiles, y por el contrario, la alta frecuencia de este rasgo hallada en las poblaciones Neandertales y en la colección de La Sima de los Huesos, podemos concluir que la presencia de este rasgo en frecuencias elevadas es propio del linaje Neandertal, y que ya es un rasgo destacable en sus primeras etapas evolutivas.

7.4.3. Senos venosos duros

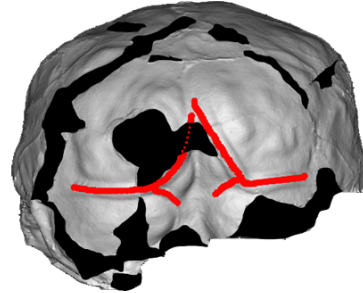
7.4.3.1. La confluencia de senos en los endocráneos de La Sima de los Huesos

En la figura 7.16., están representados los senos venosos duros en la región occipital de los endocráneos de La Sima de los Huesos.

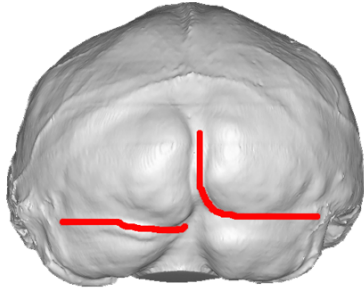
Endocráneo 2



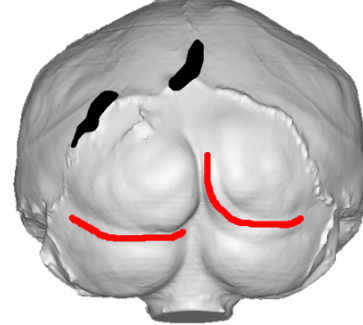
Endocráneo 3



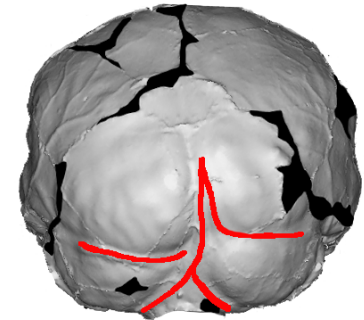
Endocráneo 4



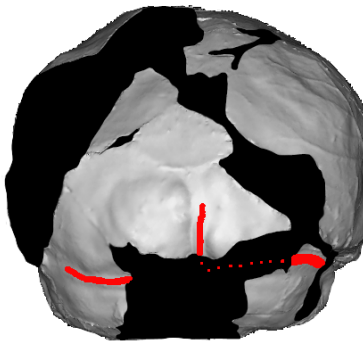
Endocráneo 5



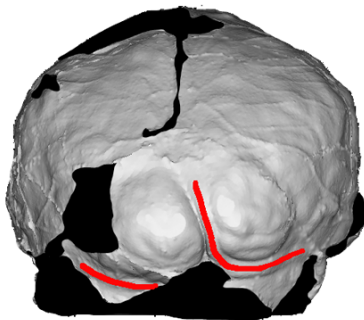
Endocráneo 6



Endocráneo 7



Endocráneo 9



Endocráneo 10

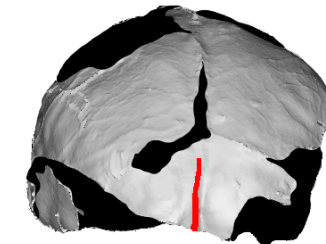
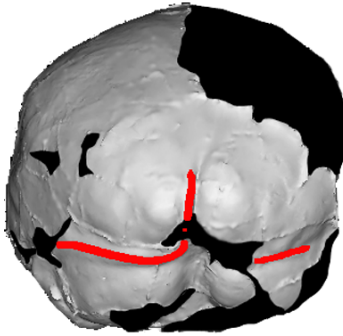
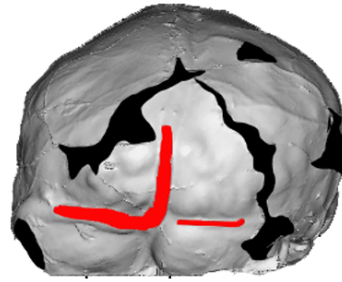


Figura 7.16. Confluencia de senos venosos duros (región occipital) y desviación del seno sagital en los endocráneos de La Sima de los Huesos.

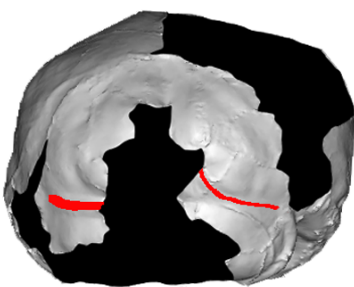
Endocráneo 11



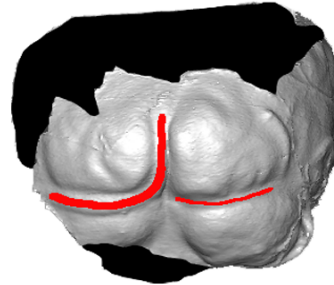
Endocráneo 14



Endocráneo 15



Endocráneo 16



Endocráneo 17

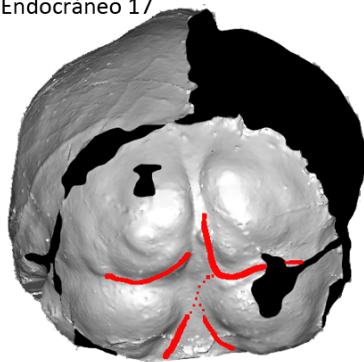


Figura 7.16. (Continuación) Confluencia de senos venosos duros (región occipital) y desviación del seno sagital en los endocráneos de La Sima de los Huesos.

7.4.3.1.1. Desviación del seno sagital hacia el transverso

7.4.3.1.1.1. Patrones en los endocráneos de La Sima de los Huesos

7.4.3.1.1.1.1. Hacia el lado derecho

El flujo se desvía desde el seno sagital hacia el lado derecho (figura 7.17.)

Esto sucede en los endocráneos 2, 4, 5, 6, 7, 9, 15 y 17. Este patrón es el más común en el cerebro de los humanos modernos (LeMay 1976, 1982) y hace que el seno transverso derecho sea de mayor tamaño que el izquierdo, aunque en el caso del endocráneo 15 no sucede así.

El lóbulo occipital derecho ve reducido su tamaño, por la importancia que adquiere el seno, y este hecho queda representado en el patrón de petalias. En el endocráneo 5 particularmente, esto lleva a un elevado grado de asimetría en este lóbulo también observado en otros ejemplares del Pleistoceno medio como Kabwe y la muestra de Zhoukoudian.

En el endocráneo 7, se ha observado cuál de los senos transversos es más grueso para determinar la desviación (ver figura 7.16.), concretando su disposición en este grupo, aunque como vemos en el endocráneo 15 no siempre va a ser así.

Se han incluido también en este grupo a los endocráneos 6 y 17, pero en ambos casos se aprecia una diferencia respecto del patrón común, que será explicada ampliamente en el apartado 7.4.3.1.1.3. Casos especiales.

El porcentaje total de este patrón *Dominancia derecha* en el conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos asciende a un 66,66%.

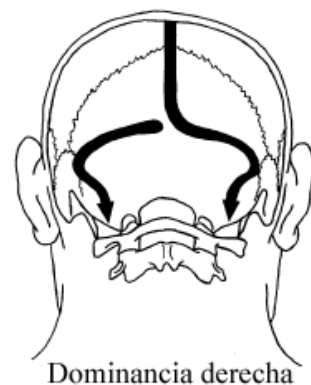


Figura 7.17. El flujo sanguíneo cerebral desde el seno sagital hacia el lado derecho. Modificado de Singh *et al.*, (2004)

7.4.3.1.1.2. Hacia el lado izquierdo

El flujo se desvía desde el seno sagital hacia el lado izquierdo (figura 7.18.)

Esto sucede en los endocráneos 11, 14, y 16.

Parece que el endocráneo 14 podría tener un seno occipital, pero es un fragmento muy pequeño y no permite confirmar si desarrolla complejo occipito-marginal.

El porcentaje total de este patrón *Dominancia izquierda* en el conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos asciende a un 25%.

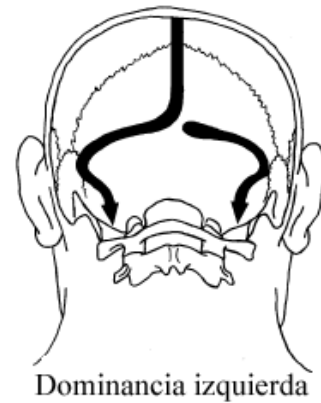


Figura 7.18. El flujo sanguíneo cerebral desde el seno sagital hacia el lado izquierdo. Modificado de Singh *et al.*, (2004)

7.4.3.1.1.3. Hacia ambos lados (Derivación simétrica)

El seno sagital superior puede derivar el flujo hacia los dos laterales a la vez también (figura 7.19.). Según Singh *et al.*, (2004), ésta doble derivación puede ser de dos tipos:

Confluencia: unión confluyente de los senos venosos. El surco se continúa sin división hacia los senos transversos bilaterales.

Bifurcación: existe separación de los senos transversos bilaterales.

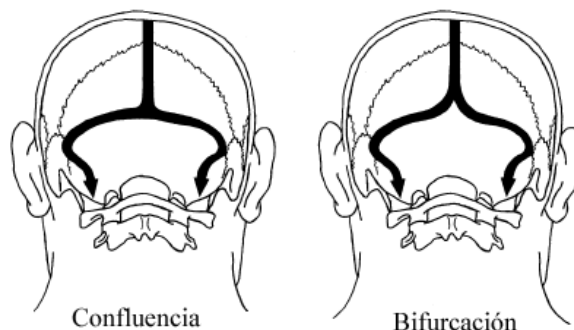


Figura 7.19. El flujo sanguíneo cerebral desde el seno sagital hacia ambos lados. Modificado de Singh *et al.*, (2004)

En el endocráneo 3, el seno sagital se bifurca en dos senos laterales mucho antes de llegar al punto de la confluencia de senos, lo que sería una bifurcación.

Aunque lo incluimos aquí, en este individuo se presenta además una variación o anomalía que será explicada en el siguiente punto 7.4.3.2.2. Casos especiales.

El porcentaje total de este patrón *Derivación simétrica* en el conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos asciende a un 8,33%.

7.4.3.1.1.2. Comparación con grupos humanos actuales

Resumiendo los resultados obtenidos en el punto anterior, tenemos que en los endocráneos de La Sima de los Huesos, considerando los cuatro patrones que se han descrito como principales o básicos, obtenemos los siguientes porcentajes:

Dominancia derecha: 66,66%

Dominancia izquierda: 25%

Derivación simétrica: 8,33%

Singh *et al.*, (2004), tras analizar 160 humanos modernos actuales, obtuvieron los siguientes resultados:

Dominancia derecha: 66 individuos, lo que se corresponde con el 41% de los casos.

Dominancia izquierda: 16 individuos, lo que se corresponde con el 10% de los casos.

Derivación simétrica: 78 individuos lo que se corresponde con el 49% de los casos (siendo confluencia 56 individuos, lo que se corresponde con el 35% de los casos y bifurcación 22 individuos, lo que se corresponde con el 14% de los casos).

Das *et al.*, (2008) obtienen porcentajes un poco diferentes sobre un conjunto de humanos actuales también:

Dominancia derecha: 53%

Dominancia izquierda: 16%

Drenaje simétrico: 31% .

Otros estudios indican que el patrón simétrico se da en un 20%, mientras que el asimétrico lo hace en más del 50% y que el seno transversal podría ser atrésico o estar ausente en uno de los lados en un 17% de los casos (Schaller, 2004). Como vemos, la dominancia derecha es la más representada en todos los grupos. El patrón simétrico tiene una elevada incidencia en las poblaciones actuales, siendo la menos representada en el grupo de La Sima de los Huesos, donde es la dominancia izquierda la que adquiere mayor relevancia sobre el patrón simétrico.

Para este trabajo, se ha observado la confluencia de senos y derivación del seno sagital en una muestra de 31 humanos modernos, procedentes de las colecciones de Sepúlveda (Segovia) y San Pablo (Burgos), además de observar la región occipital en la colección de La Sima de los Huesos. Ambas colecciones modernas serán utilizadas más adelante para otros estudios. A partir de los resultados obtenidos en estas observaciones, se han establecido una serie de patrones (figura 7.20.), en algunos casos recurrentes con un alto porcentaje de aparición, y en otros casos con menor incidencia, siendo considerados casos raros. Todos los patrones que hemos podido describir, quedan registrados en la siguiente figura:

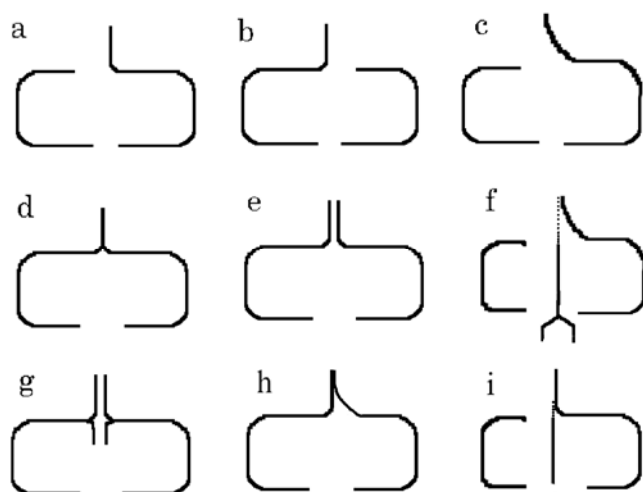


Figura 7.20. Variedad de patrones para la confluencia de senos (CS)

* Pre-confluencia: la derivación del flujo sanguíneo se realiza antes de llegar a la confluencia de senos.

- a) Dominancia derecha
- b) Dominancia izquierda
- c) Dominancia derecha pre-confluencia*.
- d) Confluencia
- e) Bifurcación simétrica

- f) Dominancia derecha pre-confluencia* con seno Occipito-Marginal
- g) Doble bifurcación simétrica
- h) Bifurcación asimétrica
- i) Dominancia derecha con seno Occipital

La tabla 7.7. recoge los resultados de los individuos que presentan cada patrón observado, y el porcentaje de cada uno dentro de su grupo.

Patrón	Individuos SH	Individuos modernos	%	
			SH	Modernos
a)	2, 4, 5, 7 y 9	7533B, 7611, 7579, 7506, 7628, 7613, 7591 (adultos) y 7592, 7581, 7504, 7558, 7712, 7538, 7615, 7511 (infantiles); SEP 463, SEP 522 y SEP 545.	41.66%	58,06%
b)	11, 14, y 16	7571, 7603, 7510, 7512, 7708, 7511; SEP 490 y SEP 531	25%	25,80%
c)	15	7532	8.33%	3,22%
d)				
e)		7601 adulto y 7529 infantil		6,45%
f)	6 y 17		16.66%	
g)	3		8.33%	
h)		7606		3,22%
i)		7579		3,22%

Tabla 7.7. Representación de cada patrón de la confluencia de senos en La Sima de los Huesos y el grupo de humanos modernos Sepúlveda-San Pablo.

Observando estos resultados, se hace necesario destacar algunas singularidades:

El patrón d) Confluencia, siendo el mayoritario en el estudio de Singh *et al.*, (2004), resulta estar ausente en las poblaciones modernas estudiadas en el presente trabajo. Es por tanto preciso un estudio futuro, incrementando el número de muestras, para poder concluir si el alto porcentaje de este patrón es un rasgo específico de la población analizada por Singh *et al.*, (2004) o si por el contrario es sólo ausente en nuestra muestra de estudio. Tampoco se obtiene en La Sima de los Huesos.

Los patrones f) y g) obtenidos en los endocráneos 3, 6 y 17 de La Sima de los Huesos, no aparecen en el conjunto de los humanos modernos utilizados en esta muestra comparativa. Son los casos que aparecen en la colección de La Sima de los Huesos en un menor porcentaje, y por tanto serán considerados casos raros o especiales.

7.4.3.1.1.3. Casos especiales en la colección de La Sima de los Huesos

Como ya hemos citado anteriormente, en La Sima de los Huesos hay al menos tres individuos con un patrón de bifurcación y desviación anormal, o al menos no son los más comunes aquí presentados.

En el endocráneo 3, el seno sagital se bifurca en dos senos laterales mucho antes de llegar al punto de la confluencia de senos, y cada una de estas bifurcaciones descarga el flujo sanguíneo en un seno transversal. Pero además, desde la curvatura donde se unen seno sagital y seno transversal en ambos lados, surge un nuevo seno con dirección hacia la región cerebelar. Esto se conoce como seno occipital duplicado. La bibliografía médica nos habla de raros casos con esta característica en las poblaciones humanas actuales, donde estudios médicos realizados a 50 individuos, han detectado sólo 1 con esta anomalía (Das *et al.*, 2008), o disecciones sobre 52 pacientes revelaron 8 individuos con este rasgo diferente (D'costa *et al.*, 2009). También en alguna autopsia aislada ha sido publicado como una variación poco común (Shoja *et al.*, 2006). Según todos estos autores, un seno occipital duplicado se debe a una doble hoz del cerebelo, acompañada cada una por un seno.

Respecto al seno sagital, también su división se da en poblaciones actuales en frecuencias muy bajas. Ki Park *et al.* (2008), encontraron 1 individuo con esta rareza en un estudio sobre 31 pacientes. De nuevo en una autopsia, Tubbs & Loukas (2006) muestran la existencia de este caso poco habitual, definiendo además su presencia como la persistencia de un fenómeno embriológico.

El otro patrón a destacar, es el que muestran los endocráneos 6 y 17. En el endocráneo 6 se ve claramente que el seno sagital se bifurca en dos en una región muy anterior al punto de la confluencia de senos, derivando el flujo hacia el seno transversal derecho y hacia el seno occipital, que acaba bifurcándose en dos senos occipito-marginales, que rodean al foramen magnum. Este individuo ya fue descrito en Arsuaga *et al.*, (1997) poniendo de manifiesto también otro individuo del Pleistoceno medio (AT-1661) con un seno occipito-marginal desarrollado.

En el caso del endocráneo 17 no se ve tan claramente que el seno sagital se divida en dos antes de la confluencia de senos, pero sí deriva el flujo hacia el seno transversal derecho y de ahí parece apreciarse una derivación hacia el seno occipital, que acaba bifurcándose en dos senos occipito-marginales, que rodean de igual manera que en el endocráneo 6 al foramen magnum.

Ya sea que la derivación desde el seno sagital sea hacia la derecha, hacia la izquierda, confluyente o bifurcada, el patrón común que se ha observado en una gran cantidad de angiografías que se han visualizado y que consideramos como el estado normal, está representado por los dos senos laterales situados al mismo nivel o altura (figura 7.21.). Este hecho podría estar relacionado con la idea de mantener el equilibrio hidrostático del flujo sanguíneo y su normal circulación en el cerebro.



Figura 7.21. Angiografías de la región occipital del cerebro, destacando los senos sagital y laterales. Fuente: Google y Taveras & Wood (1976)

Lo que observamos concretamente en los endocráneos 6 y 17 es que los senos laterales o transversos no se disponen a la misma altura el uno del otro ni respecto al punto de confluencia de senos, hecho mucho más apreciable en el endocráneo 6. Según Srijit & Shipra (2007), cuando la confluencia de senos es anormal, el patrón de drenaje se verá afectado.

Y si el patrón de drenaje se ve afectado, también lo hará el flujo sanguíneo, la presión de perfusión cerebral y la presión intracraneal, ya que todas ellas están relacionadas.

Este hecho podría estar modificando o afectando de alguna forma el equilibrio hidrostático del flujo sanguíneo cerebral. Alteraciones en el flujo sanguíneo cerebral, como la hiperemia, son causantes del incremento de la presión intracraneal, que puede provocar desde agudos dolores de cabeza hasta daños más graves en el tejido celular.

En ambos casos, observamos además el desarrollo del complejo de senos occipito-marginales, que según la “radiator theory o teoría del radiador” (Falk, 1989), se desarrollaron en los primeros homínidos bípedos, ante el incremento de la presión intracraneal frente a una nueva postura corporal. El seno occipito-marginal, reduce la presión intracraneal gracias a la derivación de parte del flujo sanguíneo hacia el plexo venoso vertebral, como una vía venosa alternativa. Según Taveras & Wood (1976) en casos de elevada presión intracraneal, aumenta el tamaño del foramen de la vena emisaria occipital, lo que estaría de algún modo relacionado con el seno occipital.

Por tanto, la descompensación en la presión intracraneal provocada por la anormal disposición de los senos laterales a partir de la confluencia de senos, se ve compensada con el desarrollo de los senos occipito-marginales en estos individuos. Este seno tiene una baja incidencia/frecuencia en las poblaciones humanas actuales (6%) (Falk, 2009) y es muy común o frecuente encontrarlo en *Australopithecus* y *Paranthropus* (100%) (Falk, 1986; Bruner *et al.*, 2003)

No se describen enfermedades asociadas a “posiciones anormales” de los senos duros, pero sí se introduce la idea de que cambios en la normal angulación y bifurcación de los seno venosos duros, podrían además de alterar la presión intracraneal, ser causa de embolia (Iwabuchi *et al.*, 1983 en Das *et al.*, 2008).

7.4.3.1.1.4. Patrones en otros endocráneos fósiles (revisión bibliográfica).

Seno sagital hacia el lado derecho

El seno sagital superior de Saccopastore 1 se desplaza hacia un seno transversal derecho bien desarrollado, casi desde la porción más superior del polo occipital, sin cruzar la protuberancia occipital interna (Bruner & Manzi 2008).

En la población de ZKD el seno sagital superior se continúa con el seno transversal derecho (Wu *et al.*, 2009).

También se da esta característica en KGA-10-525 (*Paranthropus boisei*), OH 5, 13, 16, OMO L338Y-6, STS 71, TAUNG, KNM-WT 17000, 15000, JI 1, KABWE, KNM-ER 1470, 1813, 1805, 3733, 3883, SALÉ, NG 1, 9, 13, 14, Sangiran 10, 12, 17, Trinil 2, Gibraltar I, La Chapelle, La Ferrassie 1, la Quina 5, Spy2 y Predmostí 10 (Ver endocráneos en Holloway *et al.*, 2004).

Seno sagital hacia el lado izquierdo

En el ejemplar de Reilingen, el surco longitudinal parece fluir principalmente hacia la izquierda en el seno transversal (Dean *et al.*, 1998).

En Ceprano, el trazo del seno sagital superior, se desplaza desde la confluencia de senos hacia el seno transversal izquierdo (Bruner & Manzi. 2005). Muchos otros ejemplares en el registro fósil muestran una clara situación opuesta al normal desplazamiento del flujo sanguíneo, como son el niño de Mojokerto, Swanscombe, KNM-ER 23000, MLD-1, STS 19/58, SK 859, OH 9, Amud, Spy 1, donde el flujo va hacia el seno transversal izquierdo. (Holloway *et al.*, 2004).

En Sm 3 parece que el primer drenaje del seno sagital es hacia el seno transversal izquierdo, ya que este seno está más marcado que el seno transversal derecho (Broadfield *et al.*, 2001). La asimetría en Sm 3 se continúa a lo largo del curso completo de los senos transversos a través de los senos sigmoideos. Los senos transversos y sigmoideos derechos están menos pronunciados que los izquierdos. Sin embargo, esta morfología podría ser debida a la presencia de un marcado **seno marginal**.

El seno occipital que generalmente se localiza de manera central, no es visible en Sm 3, sin embargo, el seno marginal derecho es visible a lo largo del borde medial del cerebelo, aproximadamente 1.2 cm bajo el seno transversal derecho.

El seno marginal se continúa a lo largo del borde medial inferiormente, hasta que se encuentra con el seno sigmoideo en la base del cerebelo derecho. El seno marginal derecho parece más prominente que el seno sigmoideo derecho, y por lo tanto habría representado el camino del drenaje principal de este lado del cerebro. Mientras que esta condición no es inusual en *Homo* (Kimbel, 1984), no se ha manifestado antes en cráneos o endocráneos Indonesios u otros *H. erectus* (Broadfield *et al.*, 2001).

Bifurcado (hacia ambos lados)

El seno sagital superior en Hexian, se bifurca en la confluencia de senos. Una rama es continua con el seno transversal izquierdo, y otra rama es continua con el derecho (Wu *et al.*, 2006).

Lo mismo sucede con NG 7 y Brno III, (Holloway *et al.*, 2004).

7.4.3.1.2. Otros datos de interés. El seno lateral.

Como ya se adelantó en un trabajo previo, Arsuaga *et al.*, (1991), en poblaciones humanas modernas el seno lateral deja su impronta al cruzar la región asteriónica sobre el parietal, en su recorrido desde el occipital hacia el temporal.

Los parietales I (perteneciente al cráneo 8) y III (cráneo 1) de Atapuerca, estudiados en el citado trabajo, no mostraban marcas del seno lateral. Pero sí los temporales AT-84 y AT-124, donde dicho seno ha dejado un surco que recorre desde el hueso occipital al temporal bajo el asterion.

Se ha estudiado éste caracter en el resto de la muestra, detectando que en los endocráneos 2, 3, 4, 6, 14, 15, 16 y 17 el surco lateral no deja marca en el parietal. Ya lo adelantaban Martínez & Arsuaga, (1997), cuando afirmaban que en la muestra de huesos temporales de SH, el surco lateral siempre entra en el hueso temporal desde el hueso occipital, sin cruzar el hueso parietal.

En los individuos 5, 7, 9 y 11, una mínima parte de la curvatura del seno lateral hacia el seno sigmoideo en la región asteriónica, invade ligeramente el límite inferior del hueso parietal, aunque no es comparable con la presencia del seno lateral en el parietal de las poblaciones modernas.

Como ya se dijo previamente, (Arsuaga *et al.*, 1989; Arsuaga *et al.*, 1991), la presencia de un surco lateral en el hueso parietal se considera una condición derivada que se encuentra generalmente en humanos modernos.

La única explicación que podemos dar a este carácter es la mayor o menor globularidad del cráneo, que localiza los huesos parietales y occipitales más o menos adelantados según el grado de globularidad. No encontramos un significado biológico que afecte al sistema sanguíneo en su funcionalidad.

7.4.3.2. Recorrido del flujo sanguíneo a lo largo de los senos venosos dures.

7.4.3.2.1. La Sima de los Huesos

La tabla 7.8. recoge los resultados de las medidas a lo largo del recorrido de los senos dures, que serán usadas para comparar gráficas en otra sección del estudio más adelante.

Veremos las diferencias entre grupos fósiles y modernos, y también por grupos de edad.

individuo	ss-R	ss-P	ss-C	st izqdo	ssg izqdo	st dcho	ssg dcho
Endocráneo 2			6,98	6,72		7,32	
Endocráneo 3	7,72	6,93	7,37	7,04	10,91	6,95	
Endocráneo 4	7,48	9	7,67	9,29	10,72	8,44	9,47
Endocráneo 5	5,39	5,94	9,22	6,54	8,33	8,64	10,24
Endocráneo 6		7,62	10,34	5,23	9,76	6,25	8,39
Endocráneo 7		6,43		5,88	8,78	7,54	10,63
Endocráneo 9	7,41	6,54	6,68	6,41		8,94	11,78
Endocráneo 11			10,13	8,13	11,16	3,4	
Endocráneo 12					8,18		
Endocráneo 13					7,31		12,54
Endocráneo 14	5,67	7,18	9,68	7,56		4,37	
Endocráneo 15				9,01		5,15	9,55
Endocráneo 16			8,97	9		3,45	6,78
Endocráneo 17		6,71	6,51	3,85		4,49	6,84

Tabla 7.8. Resultados de las medidas a lo largo del recorrido del flujo sanguíneo a través de los senos venosos dures.

La tabla 7.9. por otra parte, nos indica varias cosas de interés:

- % senos laterales: nos indica en qué porcentaje es mayor un seno lateral o transversal respecto del seno contrario. Como se han calculado respecto del lado derecho, los valores positivos indican un mayor tamaño del lado derecho sobre el izquierdo, y valores negativos indican lo contrario.
- % seno sigmoideo izquierdo - % seno sigmoideo derecho: nos interesa también conocer en qué porcentaje se incrementan los senos sigmoideos respecto del seno lateral o transversal del que se extienden.

individuo	% senos Laterales	% seno sigmoideo izquierdo	% seno sigmoideo derecho
Endocráneo 2	9		
Endocráneo 3	-1	55	
Endocráneo 4	-9	15	12
Endocráneo 5	32	27	19
Endocráneo 6	20	87	34
Endocráneo 7	28	49	41
Endocráneo 9	39		32
Endocráneo 11	-58	37	
Endocráneo 12			
Endocráneo 13			
Endocráneo 14	-42		
Endocráneo 15	-43		85
Endocráneo 16	-62		97
Endocráneo 17	17		52
		Promedio= 45	Promedio= 47

Tabla 7.9. Porcentajes de la relación de tamaño entre ambos senos laterales y entre los senos laterales y sus respectivos senos sigmoideos.

Ante los resultados obtenidos, destacamos que en los endocráneos 2 y 4 los senos laterales solo muestran un 9% de diferencia; en el individuo 2 a favor del lado derecho y en el 4 a favor del lado izquierdo, a pesar de descargar el seno sagital en el lateral derecho en éste último.

En el endocráneo 3, con apenas un 1% de diferencia, confirmamos lo explicado con anterioridad en su patrón de confluencia de senos, acerca de una descarga equivalente desde el seno sagital hacia ambos senos laterales.

Los otros dos endocráneos considerados “casos especiales”, el 6 y el 17, muestran porcentajes muy similares entre ellos y ligeramente superiores en el seno lateral derecho, que es quien recibe el flujo desde el seno sagital.

Los endocráneos 5, 7 y 9 tienen la descarga desde el seno sagital hacia el lateral derecho que es alrededor de un 30-40% superior al lateral izquierdo.

En cambio, los endocráneos 11, 14, 15 y 16 son los que tienen la descarga del flujo desde el sagital hacia el lado izquierdo, y como vemos son los valores más elevados del conjunto, siendo un 40-60% superior.

Cuando observamos cómo se incrementa el flujo desde el seno lateral hasta el sigmoideo, observamos que el promedio alcanzado en ambos lados es casi igual (45% izquierdo y 47% derecho). Además de esto, podemos destacar que en el endocráneo 4 el incremento que se da en ambos senos sigmoideos es muy similar, con lo que parece haber bastante equilibrio en el sistema sanguíneo cerebral de este individuo. Una ligera descompensación se observa en los endocráneos 5 y 7, donde el seno sigmoideo derecho se ve incrementado un 8% más que su homólogo, y donde destacamos un considerable incremento de los senos sigmoideos del endocráneo 7 respecto de sus senos laterales, es decir, ambos senos sigmoideos reciben una gran cantidad de flujo sanguíneo procedente de otros senos afluentes.

Terminamos con el caso del endocráneo 6, donde observamos una gran descompensación en el sistema sanguíneo cerebral: 87% lado izquierdo frente a sólo 34% en el lado derecho. Como ya vimos este individuo desarrolla un complejo de senos occipito-marginal, que le ayudaría a compensar un aumento de la presión intracraneal causada por el desequilibrio hidrostático provocado por la alteración en sus senos laterales. Este complejo de senos, desvía una gran cantidad de flujo hacia el seno occipital que descargaría de manera normal en el lado derecho.

7.4.3.2.1.1. Representación gráfica y descripción

En el endocráneo 2 (figura 7.22.1.) vemos claramente cómo el seno transversal derecho recibe del seno sagital, pero ambos senos transversos reciben un flujo muy similar, ligeramente superior en el derecho.

Endocráneo 2

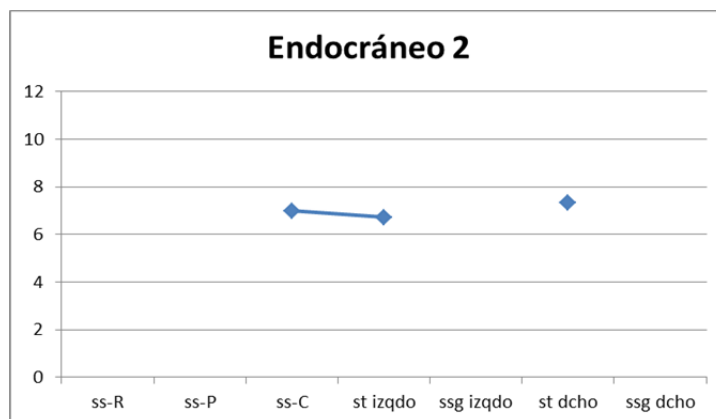
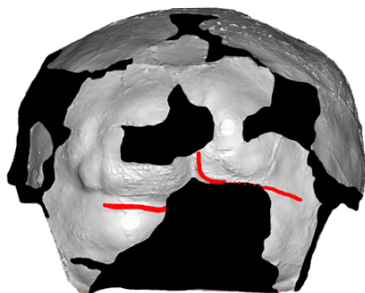


Figura 7.22.1. Representación gráfica del grosor de los senos venosos duros en el endocráneo 2.

El individuo 3 (figura 7.22.2.), muestra un flujo bastante constante a lo largo del seno sagital superior. Ambos senos transversos reciben una carga sanguínea similar y equivalente. Solo tenemos un seno sigmoideo, el izquierdo, que presenta un valor muy elevado respecto del transversal. En este individuo, a falta de tener el valor para el seno sigmoideo derecho, podemos indicar que el seno sigmoideo izquierdo recibe una gran cantidad de flujo desde sus afluentes.

Endocráneo 3

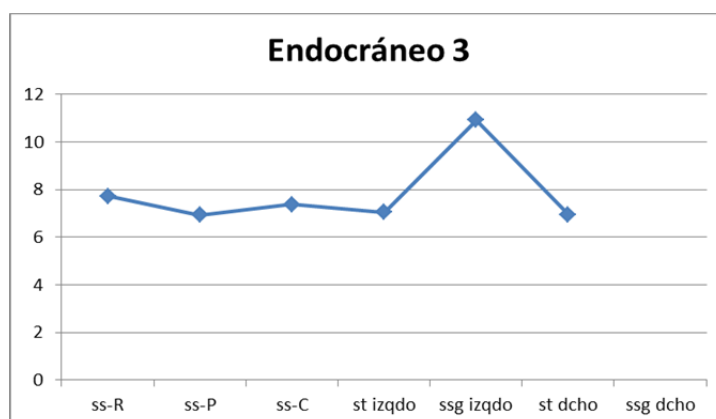
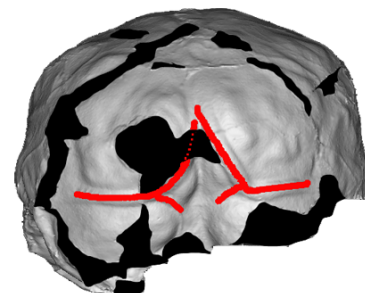


Figura 7.22.2. Representación gráfica del grosor de los senos venosos duros en el endocráneo 3.

El individuo 4 (figura 7.22.3.), muestra valores similares en las medidas de inicio y final del seno sagital. A pesar de que el seno sagital deriva el flujo hacia el lado derecho, tiene mayor grosor en el seno transverso izquierdo. Los dos senos sigmoideos ven incrementado su tamaño respecto de los transversos, pero es el lado izquierdo el que recibe una mayor cantidad del seno lateral o transverso que hace que su grosor sea superior.

Endocráneo 4

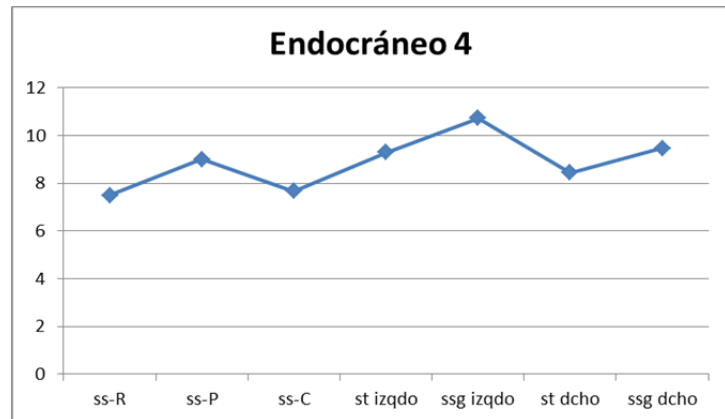
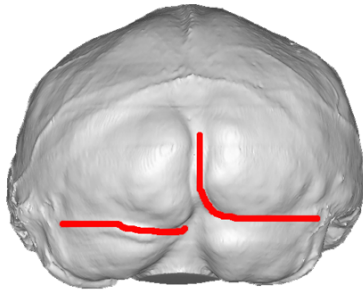


Figura 7.22.3. Representación gráfica del grosor de los senos venosos duros en el endocráneo 4.

El individuo 5 (figura 7.22.4.), experimenta un elevado incremento del flujo en la zona de la confluencia de senos. Este flujo va casi por completo al seno transverso derecho. El izquierdo recibirá su carga del seno recto, y es bastante menor del que recibe el lado derecho. Ambos senos sigmoideos incrementan su grosor respecto de su transverso en cantidades aproximadas.

Endocráneo 5

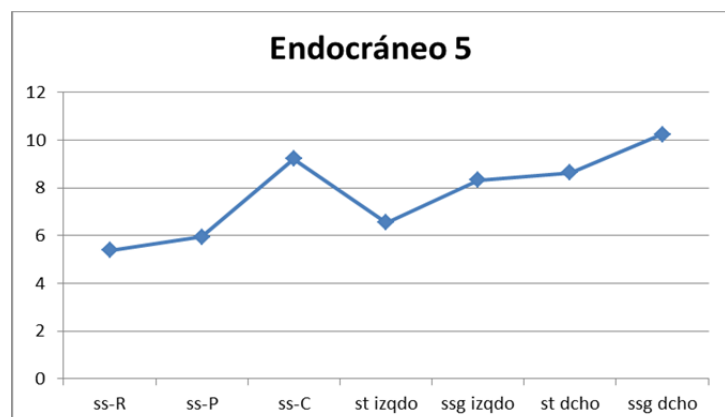
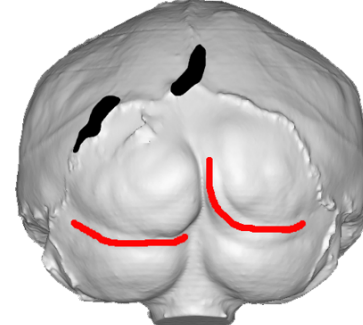


Figura 7.22.4. Representación gráfica del grosor de los senos venosos duros en el endocráneo 5.

En el individuo 6 (figura 7.22.5.), el seno sagital experimenta un aumento en su grosor en la región de la confluencia de senos. Pero ambos transversos muestran grosores muy inferiores y similares entre ellos, siendo ligeramente superior en el lado derecho. Esto se explica porque parte de la carga sanguínea desde el seno sagital se deriva hacia el seno transversal derecho y otra parte hacia el seno occipital que aparece bien desarrollado en este individuo. Por el contrario, ambos senos sigmoideos recibirían una elevada cantidad de flujo que incrementa sus grosores, sobre todo en el lado izquierdo.

Endocráneo 6

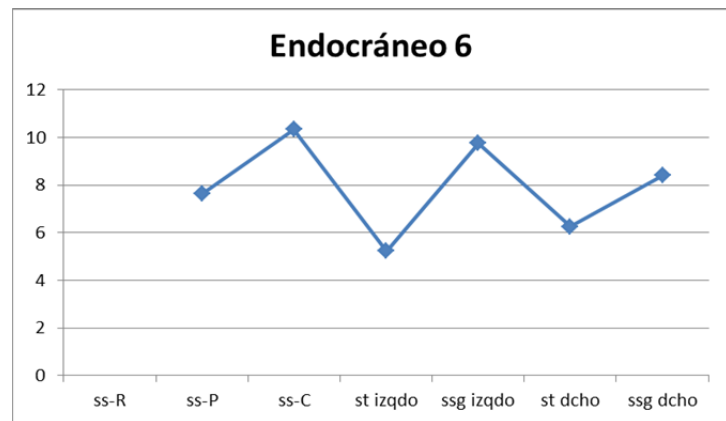
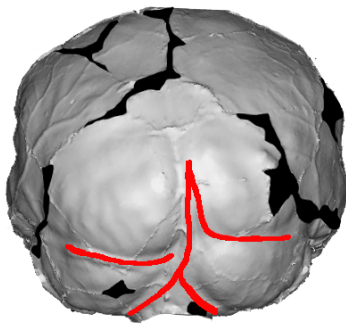


Figura 7.22.5. Representación gráfica del grosor de los senos venosos duros en el endocráneo 6.

En el individuo 7 (figura 7.22.6.), las medidas de las que disponemos, tomadas a lo largo del seno sagital, indican un grosor pequeño de este seno. Parece que el flujo se ha destinado al lado derecho, ya que su transversal derecho es algo mayor que el izquierdo. Ambos sigmoideos reciben una carga extra de flujo, siendo el derecho el que sin duda recibe la mayor cantidad.

Endocráneo 7

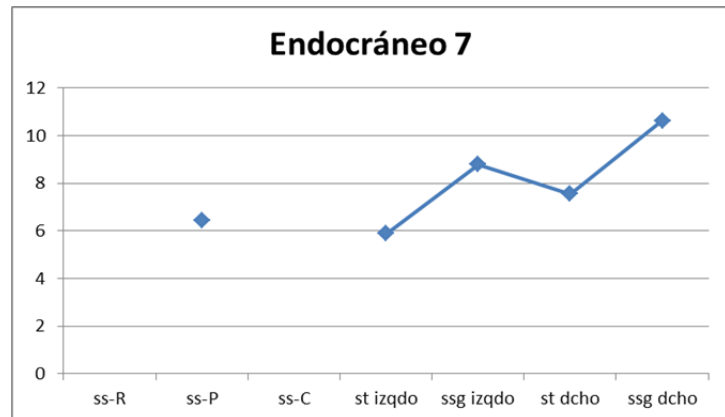
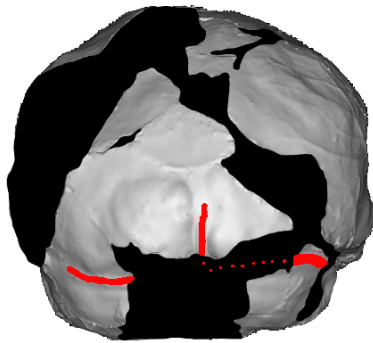


Figura 7.22.6. Representación gráfica del grosor de los senos venosos durales en el endocráneo 7.

El individuo 9 (figura 7.22.7.), al igual que el 3, muestra grosores relativamente constantes y reducidos a lo largo de las medidas del seno sagital, en ambos con una ligera reducción en la zona de entrada en la región occipital.

El seno transversal izquierdo recibiría muy poco flujo, pero el seno transversal derecho y su sigmoideo, tienen un grosor muy elevado en comparación, lo que significa que reciben bastante desde otros senos afluentes.

Endocráneo 9

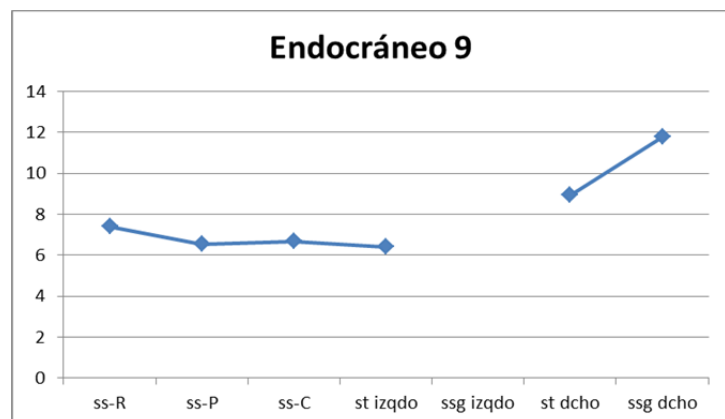
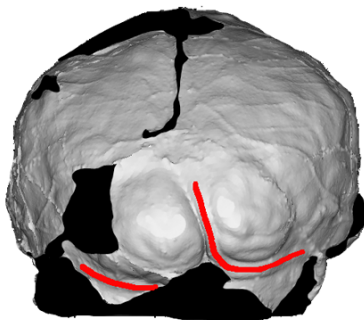


Figura 7.22.7. Representación gráfica del grosor de los senos venosos durales en el endocráneo 9.

El individuo 11 (figura 7.22.8.) presenta un grosor muy elevado en la región de la confluencia de senos. Una gran cantidad de su flujo se deriva hacia el lado izquierdo, y podemos observar un seno transversal derecho con un grosor extremadamente reducido. Desgraciadamente no contamos con el sigmoideo derecho, pero el izquierdo, a pesar de sufrir un incremento, no es tan elevado como sucede en otros individuos.

Se intuye una gran descompensación en el flujo sanguíneo cerebral en este individuo.

Endocráneo 11

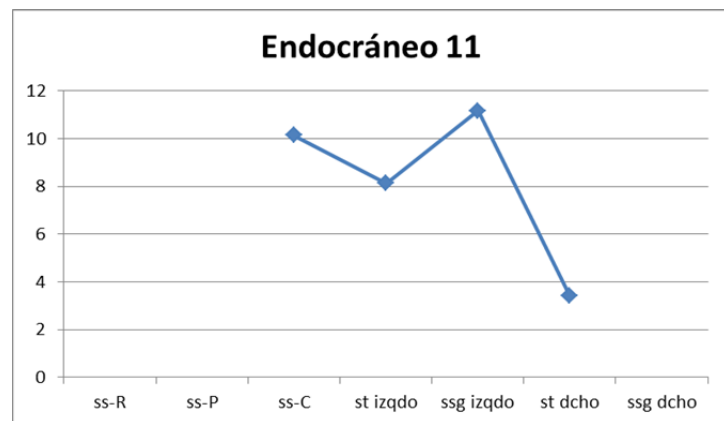
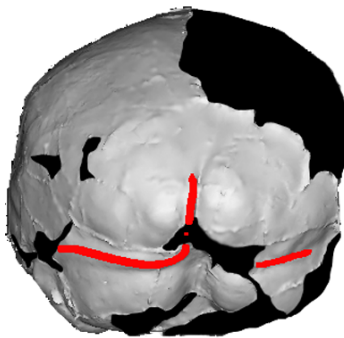


Figura 7.22.8. Representación gráfica del grosor de los senos venosos duros en el endocráneo 11.

El individuo 12 (figura 7.22.9.) tiene un seno sigmoideo izquierdo con un valor similar a los individuos 5 y 7.

El individuo 13 (figura 7.22.9.) tiene un seno sigmoideo derecho con el valor más elevado, superando incluso al del individuo 9. Cabría pensar que el flujo va hacia la derecha en ambos individuos, aunque como hemos visto en algunos casos no sería 100% seguro. Las siguientes gráficas para los individuos 12 y 13 representan los únicos puntos que tenemos de ellos.

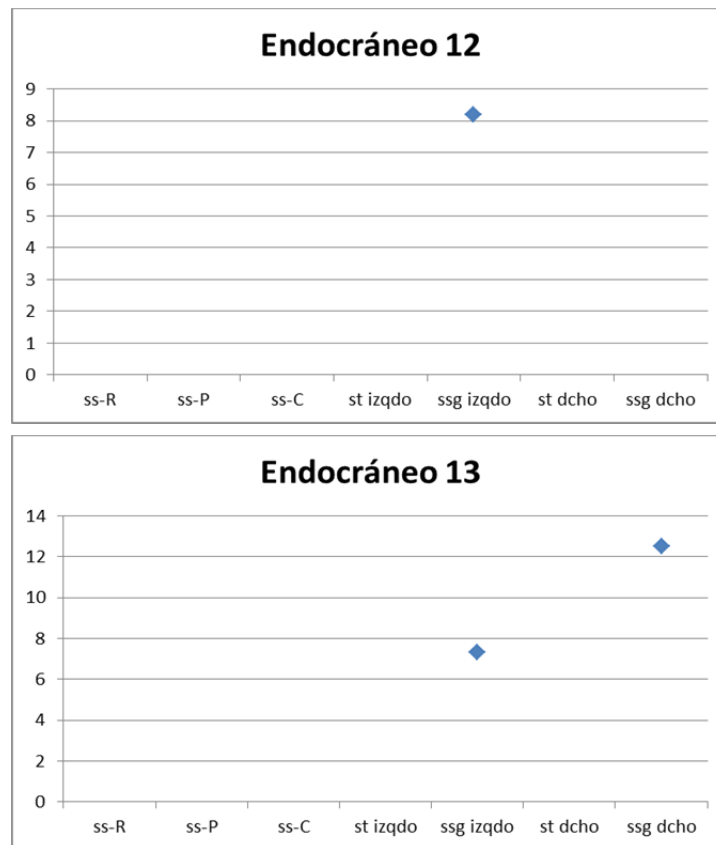


Figura 7.22.9. Representación gráfica de los únicos puntos del grosor de los senos venosos duros en los endocráneos 12 y 13.

El individuo 14 (figura 7.22.10.) es un caso especial, ya que presenta una patología que afecta de manera directa al desarrollo del cerebro, y por tanto el flujo sanguíneo cerebral también se verá afectado. En la gráfica lo que se observa es que el seno sagital se engrosa muchísimo en la confluencia de senos, a partir de un incremento que se va dando a lo largo de todo su recorrido. La carga sanguínea, se reparte de manera muy desigual, siendo el seno transversal izquierdo el que recibe una cantidad de flujo superior al derecho. Dado que el grosor en la confluencia de senos es mayor que lo que obtenemos en el transversal izquierdo, habría una cantidad de flujo que se deriva hacia otro sitio. Quizá hacia un seno occipital, pero no se observa con claridad. El flujo en el lado derecho, podría verse afectado por la patología presente en el cráneo. Los senos que atraviesan bajo suturas sinostósadas, son más anchos y profundos (O'Loughlin 1996).

Endocráneo 14

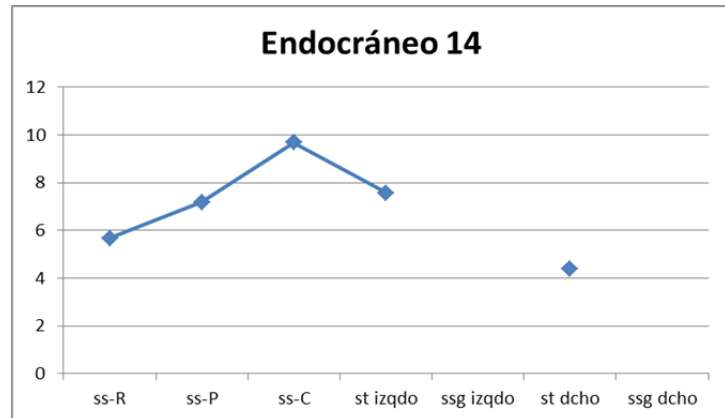
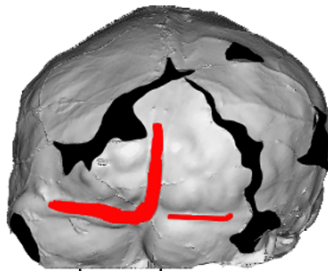


Figura 7.22.10. Representación gráfica del grosor de los senos venosos dures en el endocráneo 14.

En el endocráneo 15 (figura 7.22.11.) el flujo se desplaza desde el seno sagital hacia el lado derecho, aunque es el seno lateral izquierdo quien recibe un mayor flujo. El sigmoideo derecho por otro lado, recibe una cantidad de flujo extra de otras fuentes que incrementan mucho su valor.

Endocráneo 15

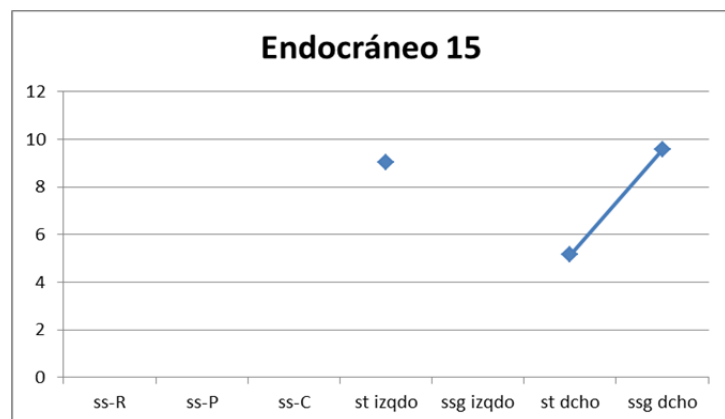
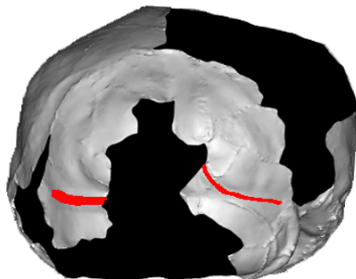


Figura 7.22.11. Representación gráfica del grosor de los senos venosos dures en el endocráneo 15.

En el endocráneo 16 (figura 7.22.12.), el seno lateral izquierdo recibe toda la carga del seno sagital, y además recibe una carga muy superior al seno lateral derecho. El seno sigmoideo derecho recibe de sus afluentes en gran cantidad.

Endocráneo 16

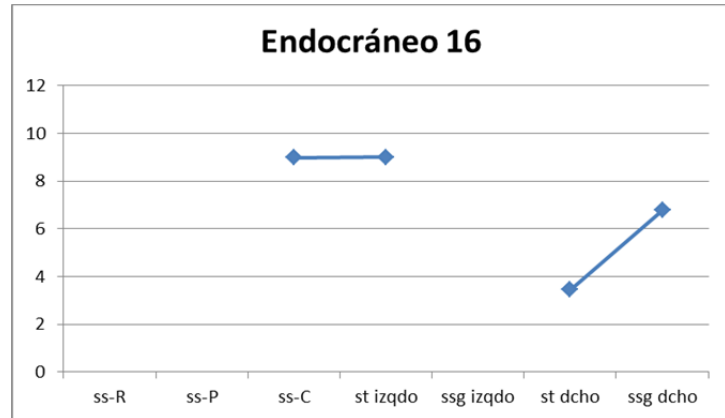
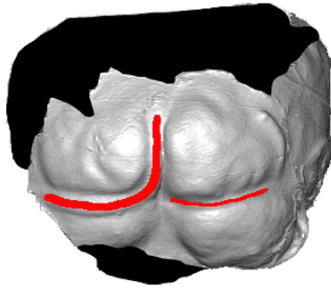


Figura 7.22.12. Representación gráfica del grosor de los senos venosos duros en el endocráneo 16.

En el endocráneo 17 (figura 7.22.13.) es el seno lateral derecho el que recibe del sagital, aunque la diferencia en grosor respecto del izquierdo prácticamente no existe, debido a que una parte del flujo desde el seno sagital se deriva al seno occipital. El sigmoideo derecho, recibe bastante de sus afluentes.

Endocráneo 17

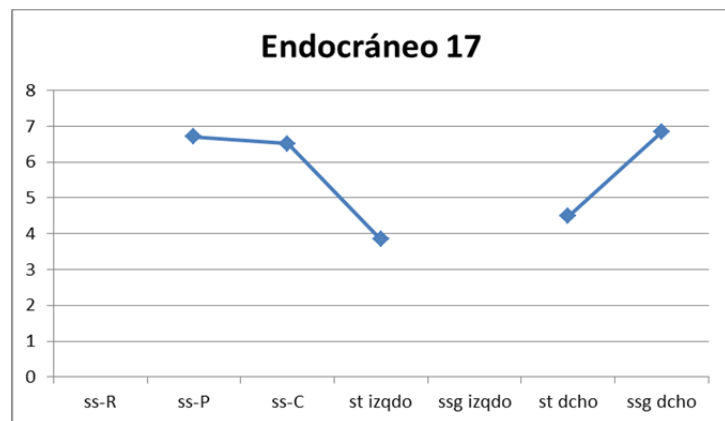
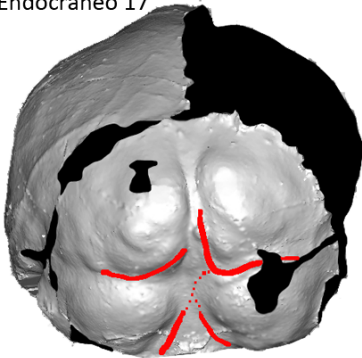


Figura 7.22.13. Representación gráfica del grosor de los senos venosos duros en el endocráneo 17.

7.4.3.2.1.2. Representación gráfica por conjuntos de individuos

7.4.3.2.1.2.1. Muestra total de endocráneos de La Sima de los Huesos

El resultado de las medidas obtenidas en cada punto seleccionado a lo largo del recorrido de los senos venosos dures, se representa en conjunto para toda la colección de La Sima de los Huesos en la figura 7.23.

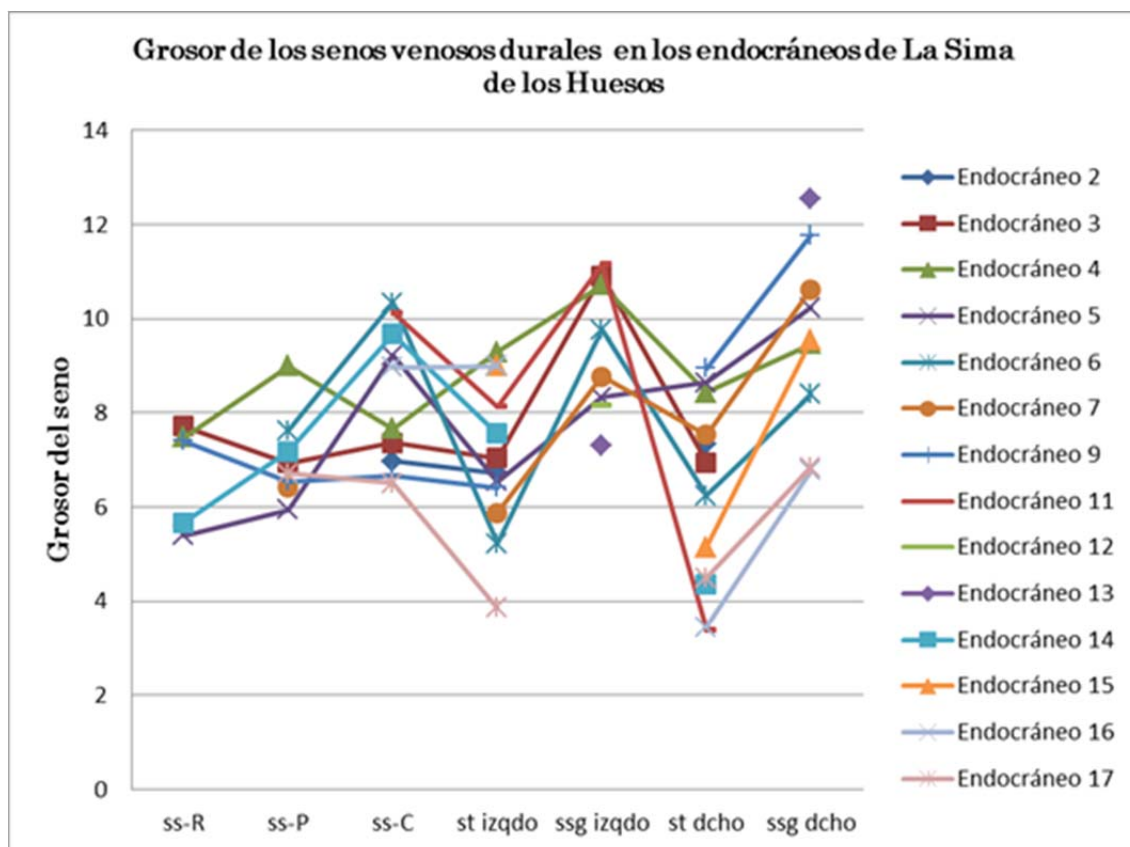


Figura 7.23. Gráfica que representa el grosor de los senos venosos dures de toda la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos.

7.4.3.2.1.2.2. Muestra de adultos

En la figura 7.24. se muestra de manera conjunta el resultado obtenido para los individuos adultos de la colección de La Sima de los Huesos.

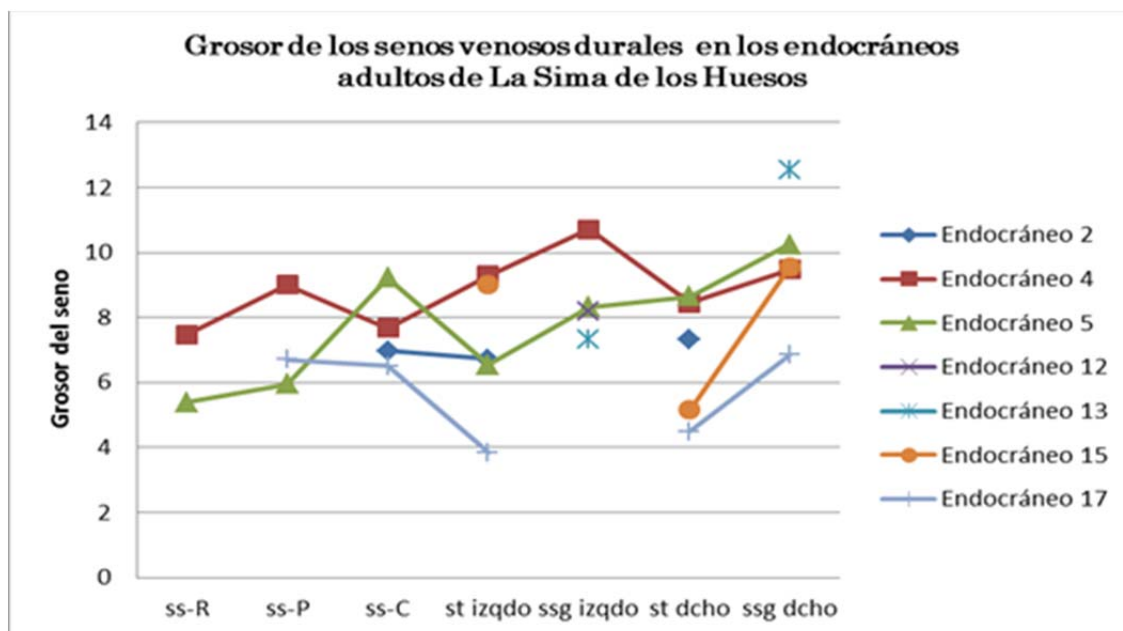


Figura 7.24. Gráfica que representa el grosor de los senos venosos duros en los individuos adultos de la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos.

7.4.3.2.1.2.3. Muestra de subadultos

En la figura 7.25. se muestra de manera conjunta el resultado obtenido para los individuos subadultos de la colección de La Sima de los Huesos.

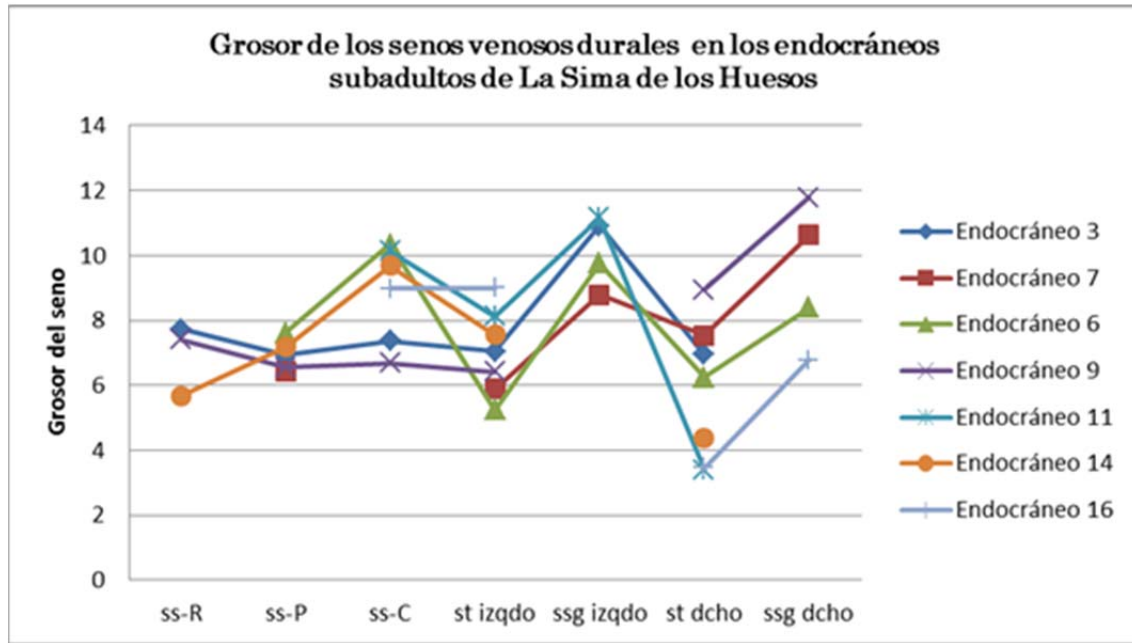


Figura 7.25. Gráfica que representa el grosor de los senos venosos duros en los individuos subadultos de la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos.

7.4.3.2.2. Poblaciones modernas

7.4.3.2.2.1. Análisis del recorrido del flujo sanguíneo a través de los senos venosos duros en distintos grupos de edad.

En la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos tenemos representados varios grupos de edad. Kobayashi *et al.*, (1996) demostraron que el flujo sanguíneo regional cerebral muestra cambios relacionados con la edad.

La pubertad concretamente, es una etapa en el desarrollo humano durante el cual se producen una serie de cambios hormonales y físicos. El cuerpo se prepara para pasar de la niñez a la edad adulta (Blakemore *et al.*, 2010) y esta fase se produce durante la adolescencia temprana, de los 10 a los 13 años de edad aproximadamente (Petersen 1998).

A lo largo de este período, se establecerán las bases para el cerebro adulto, y las actuaciones de las tareas cognitivas se mejorarán extraordinariamente (Petersen 1998; Waber *et al.*, 2007).

En nuestra especie, esta fase del desarrollo es bien conocida, y ha sido profundamente estudiada en el enfoque psicológico y médico, por medio del análisis de imágenes de resonancia magnética (Giedd *et al.*, 1999; Blakemore, 2006; Shaw *et al.*, 2008).

Desafortunadamente, los fósiles no permiten este tipo de análisis en vivo, pero en los endocráneos, los senos occipitales son bastante visibles y su diámetro podría ser un buen indicador de la cantidad de flujo sanguíneo cerebral que lo atraviesa, y además según Kandel *et al.*, (2000), los vasos cerebrales son capaces de alterar su propio diámetro y pueden responder de una manera única a condiciones fisiológicas alteradas.

Con el fin de comprobar cómo el diámetro de los senos occipitales se modifica en los diferentes rangos de edad, los senos occipitales en una amplia colección de cráneos humanos modernos (Colección de San Pablo, ver punto 7.4.4.3.1.1.) han sido medidos de la misma forma que anteriormente se hizo en los endocráneos de La Sima de los Huesos, y estas medidas serán utilizadas para una posterior comparación con nuestros fósiles de interés.

El conjunto de cráneos de humanos modernos se han fijado en 4 grupos de edad siguiendo a Paul *et al.*, (1992); Petersen , (1998) y Straus y Paschall, (2009):. 2-9 (infancia), 10-13 (a principios de la adolescencia), 14-20 (adolescencia media y tardía) y > 20 (adultos).

7.4.3.2.2.1.1. Colección de San Pablo (SP).

La colección de restos de humanos modernos del Monasterio de San Pablo (Burgos) y fechado en época medieval, consta tanto de adultos como de subadultos, en todas las fases del desarrollo humano. Se seleccionaron un número equivalente de individuos en cada rango de edad.

Se tomaron medidas de los senos sobre la escama occipital, ya que son cráneos que se encuentran rotos, abiertos, y en muchos casos la escama occipital se encuentra aislada, separada del resto del cráneo, facilitando así la toma de las medidas de interés. Los resultados quedan recogidos en la tabla 7.10. y los valores medios por conjunto de edad en la tabla 7.11.

individuo	ss-R	ss-P	ss-C	st izqdo	ssg izqdo	st dcho	ssg dcho
SP 7510	11	9,9	9,7	7,5	10,8	6,8	11,6
SP 7613		12,7	12,8	5,6	11	8,8	11,7
SP 7533B		5,3	6,9	5,4	10,6	6	11
SP 7628		9,7	6,8	6,2	7,7	7,5	8,3
SP 7571		8,2	9,8	9,6		7,6	9,7
SP 7611		5,8	11,1	4,9	9,1	10,3	10,3
SP 7512			10,5	8,3	12,2	5,2	10,7
SP 7601		11,5	9,6	6,1	11	7,2	10,8
SP 7506			12,5	8,4	11,6	7,8	10,8
SP 7708		11,3	9,9	6,4	11	7,8	12,3
SP 7579		6,6	10,5	6,2		7,6	11,6
SP 7591			7,6	8,8	11,4	6,6	
SP 7529 *			6,5	7,3	9,8	5,1	9,8
SP 7592 *			5,3	7		6,5	7,5
SP 7532 *			9	3,6	7,7	8,5	8,8
SP 7581 *			7,7		11,9	8	
SP 7504 *			9,8	7,6		6,6	8,9
SP 7558 *			7,2	6,4	7,8	8,7	10,4
SP 7712 *			8	9,1	7,2	6,3	
SP 7606 *			9,2	8,1	12,1	9,6	13,9
SP 7538 *			9,6	8,7		10,3	11,5
SP 7615 *		12,5	9,8	7,8	11,3	8,8	11,5
SP 7511 *			8,7	6,2	9,1		11,1

Tabla 7.10. Resultados de las medidas del grosor de los senos venosos duros en la colección de San Pablo. * Subadultos, juveniles e infantiles.

individuo	ss-R	ss-P	ss-C	st izqdo	ssg izqdo	st dcho	ssg dcho
Media SP 2-9 años			7,58	6,38	9,3	7,23	9,08
Media SP 10-13 años		12,5	9,06	7,98	9,92	8,75	12
Media SP 14 a 20 años		11,23	9,27	6,75	10,27	7,67	10,76
Media SP adultos	11	7,88	10,3	7,16	10,41	7,13	10,26

Tabla 7.11. Valores medios de las medidas del grosor de los senos venosos duros en los distintos grupos de edad de la colección de San Pablo.

7.4.3.2.2.1.2. Análisis del recorrido del flujo sanguíneo a través de los senos venosos duros en la colección de humanos modernos de San Pablo

Para comprender las modificaciones y el comportamiento del sistema sanguíneo cerebral en los fósiles, se hace necesario analizar primero lo que nos indican las poblaciones modernas (figura 7.26.).

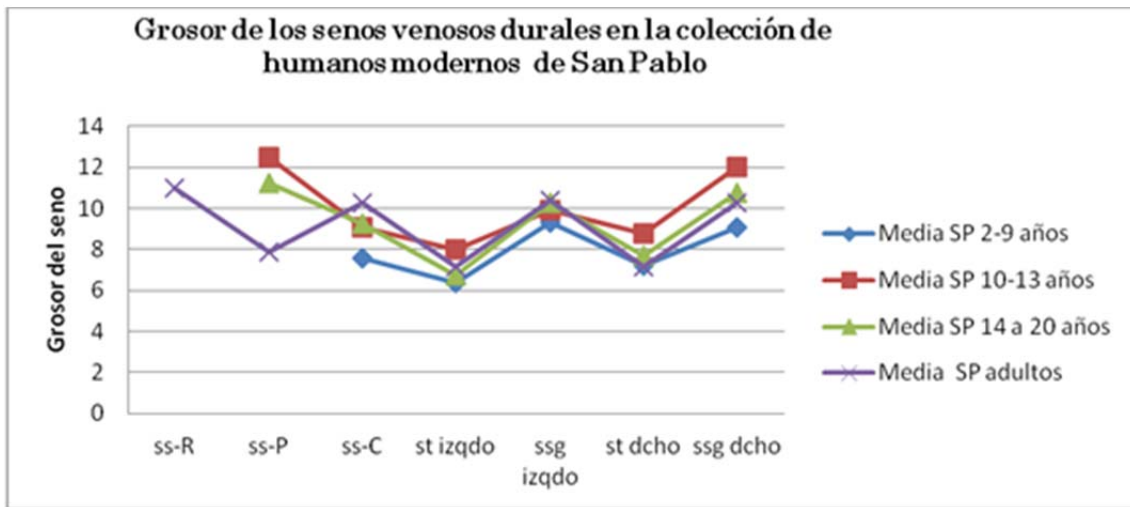


Figura 7.26. Gráfica que representa el grosor de los senos venosos duros en los individuos subadultos de la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos.

A partir de los 14 años, el cerebro presenta ya un estado de crecimiento prácticamente adulto (Caviness *et al.*, 1996; Lenroot & Giedd, 2006), aunque en términos de madurez o desarrollo aún podemos considerarlo en un estado subadulto.

Por esta razón, el grupo de edad de 14 a 20 años, se ha tenido en cuenta en los dos conjuntos de estudio por separado -subadultos y adultos- como grupo de edad límite entre ambos estadios de desarrollo.

7.4.3.2.2.1.2.1. Grupo de subadultos

Se analizan en un primer lugar los subadultos de la colección de San Pablo (figura 7.27.), y se comparan los valores medios para grupos de 2-9 años (infantiles) y 10-13 años (adolescentes). Se observa que los de mayor edad tienen un mayor grosor en sus senos venosos durales, en todos los puntos de medición que tenemos, sucediendo lo mismo en ambos lados. Esto podría indicar que en ese rango de edad, los individuos que tenemos en la muestra requieren un mayor flujo sanguíneo.

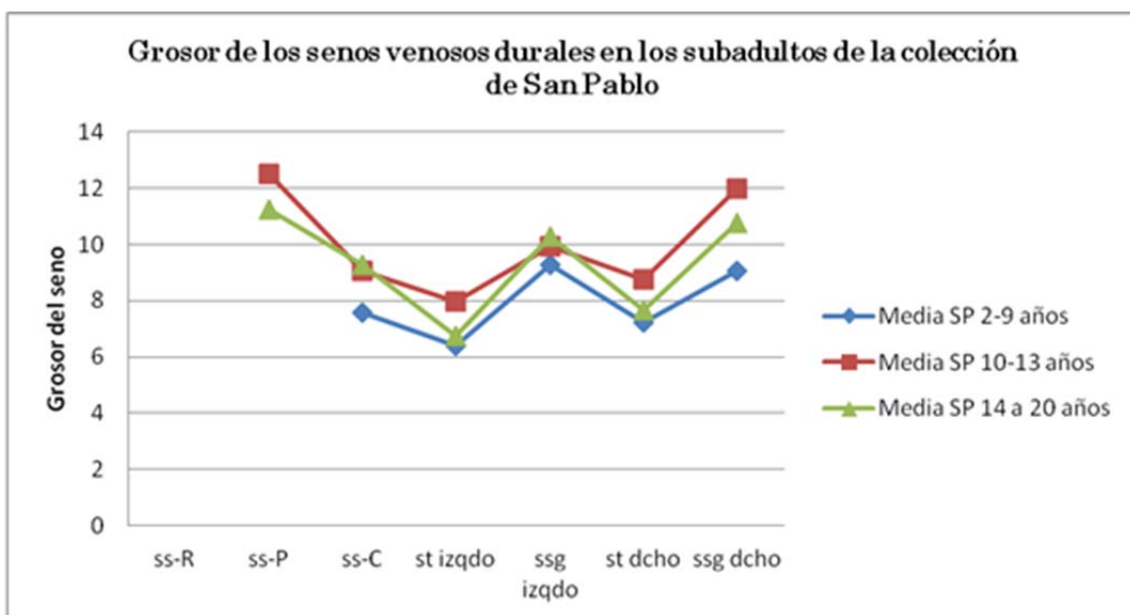


Figura 7.27. Gráfica que representa el grosor de los senos venosos durales en los individuos subadultos de la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos.

¿A qué se debe este incremento? ¿Hay un mayor gasto energético? ¿se produce una mayor actividad intelectual o de aprendizaje? ¿Es más activo el cerebro a partir de esa etapa y por eso requiere de un mayor flujo sanguíneo?

Los valores medios del siguiente grupo de edad, de 14 a 20 años, se sitúan de manera intermedia entre los grupos de 2-9 años y 10-13 años, es decir, presentan mayor flujo que el grupo de 2-9 años, pero no alcanzan los valores tan elevados que vemos en el grupo de 10-13 años, y se ven ligeramente reducidos en algunos casos.

Si disminuyen los valores en el período de edad de 14-20 años respecto de la etapa anterior, entonces ¿la etapa intermedia subadulta de 10-13 años requiere de un mayor flujo sanguíneo y energético, hasta que alcanza su tamaño adulto en la siguiente etapa?

Durante la edad de 14-20 años se alcanza el tamaño adulto, entonces... ¿el flujo sanguíneo disminuye ligeramente porque se estabiliza, centrándose solamente en mantener la actividad vital y no tiene que suplir nuevos incrementos de tamaño o mejora de la funcionalidad como sucede en las etapas anteriores?

Un extenso trabajo de la Doctora Deborah Waber y colegas (2007), neuropsicóloga del Hospital de niños de Boston, da las claves para entender el comportamiento que observamos en los endocráneos de los subadultos de la población moderna de San Pablo.

Según este trabajo, hacia la edad de 10-12 años, las funciones vinculadas con el aprendizaje, se acercan a niveles adultos. En la pubertad, etapa que podemos considerar alrededor de esta edad, se establecen las bases del cerebro adulto, llegando a mejorar extraordinariamente el desempeño de tareas cognitivas, como la memoria, el vocabulario, el reconocimiento espacial, razonamiento y capacidad de hacer cálculos, que requieren rapidez en el desarrollo, y se establecen más conexiones entre las células nerviosas. Es una etapa de crecimiento mental rápido.

Tras la pubertad, el proceso se hace más lento, el cerebro se ocuparía menos de establecer nuevas conexiones, puesto que ha alcanzado tanto su tamaño como los niveles adultos de muchas características básicas funcionales, y por tanto su actividad se centrará más en refinar y mejorar lo que ya posee.

Como vemos en la población subadulta de San Pablo, el rango de edad que corresponde con la pubertad, es el que muestra mayores valores en el grosor de los senos, y por tanto consideramos que tendrían mayor flujo sanguíneo en respuesta a las necesidades del cerebro debido a su elevada actividad durante esa etapa de desarrollo.

7.4.3.2.2.1.2.2. Grupo de adultos

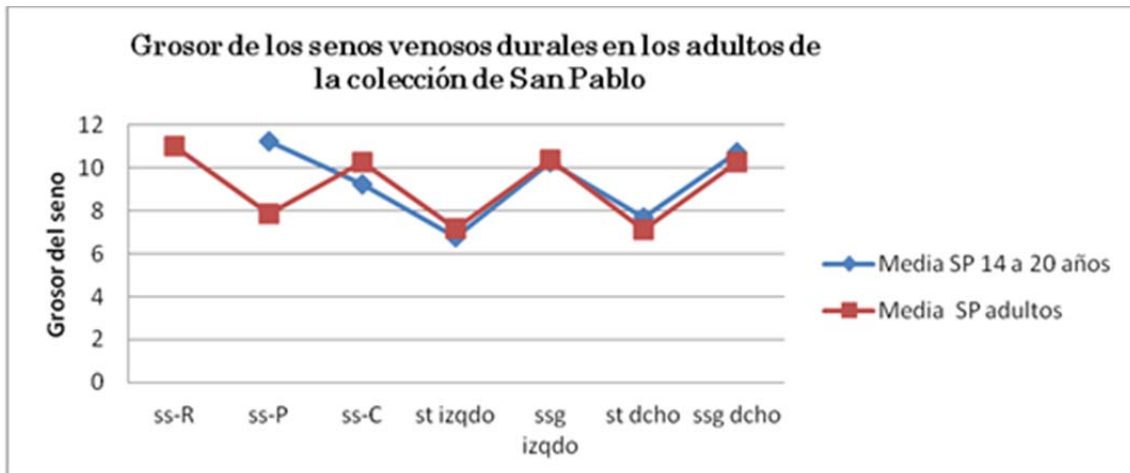


Figura 7.28. Gráfica que representa el grosor de los senos venosos duros en los individuos subadultos de la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos.

Como observamos en la gráfica donde se comparan los valores medios de 14 a 20 años junto con la media de los totalmente adultos (figura 7.28.), apenas hay diferencias en los senos más posteriores, salvo en la medida Ss-P. Esto nos indica que ya en ese grupo de edad, de 14 a 20 años, el comportamiento del flujo sanguíneo cerebral es prácticamente adulto.

7.4.3.2.3. La Sima de los Huesos Vs. poblaciones modernas

7.4.3.2.3.1. Grupo de subadultos

Los resultados se muestran en las figuras 7.29., 7.30., 7.31. y 7.32.

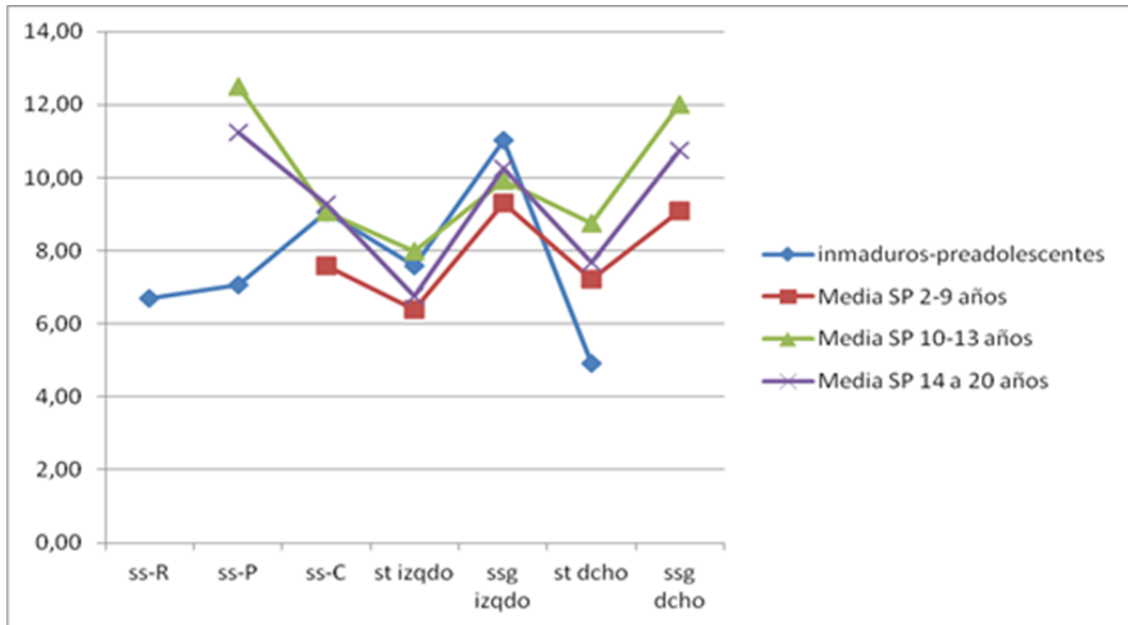


Figura 7.29. Gráfica que compara el grosor de los senos venosos duros en los individuos inmaduros-preadolescentes de la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos contra las tres etapas de subadultos en el grupo moderno.

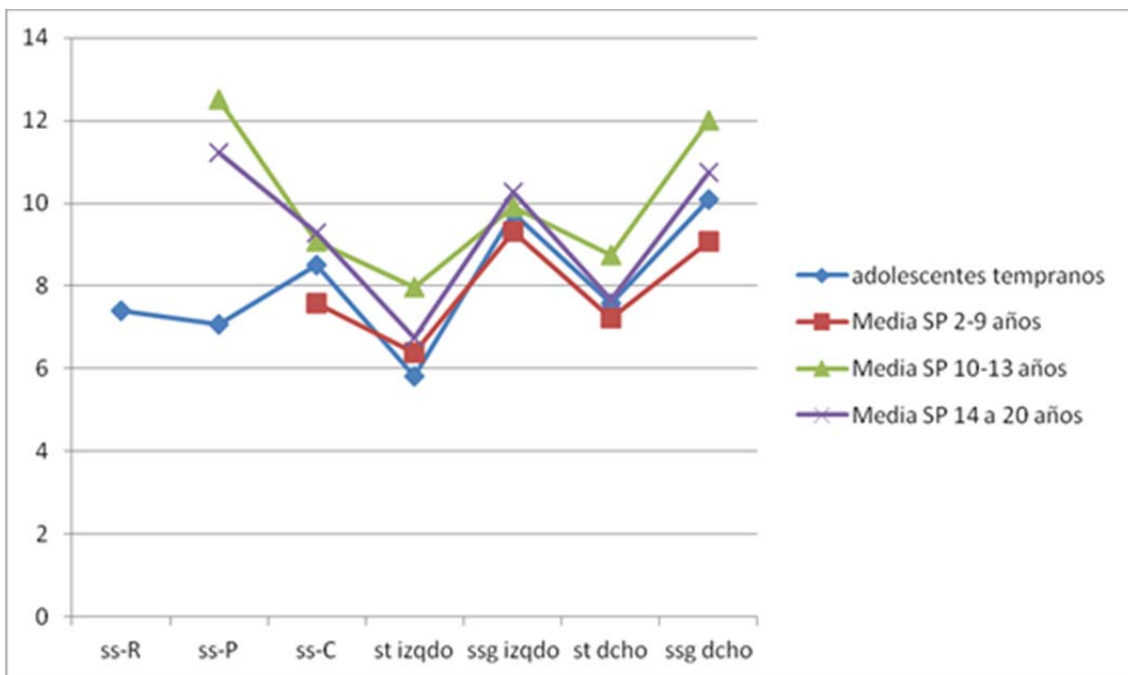


Figura 7.30. Gráfica que compara el grosor de los senos venosos duros en los individuos adolescentes tempranos de la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos contra las tres etapas de subadultos en el grupo moderno.

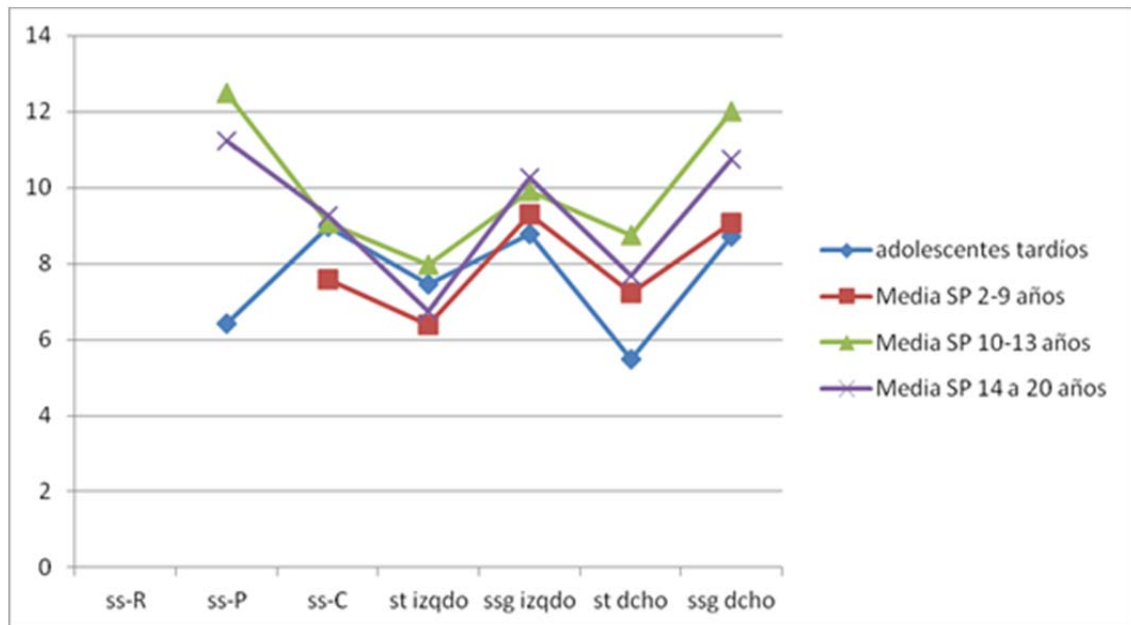


Figura 7.31. Gráfica que representa el grosor de los senos venosos duros en los individuos adolescentes tardíos de la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos contra las tres etapas de subadultos en el grupo moderno.

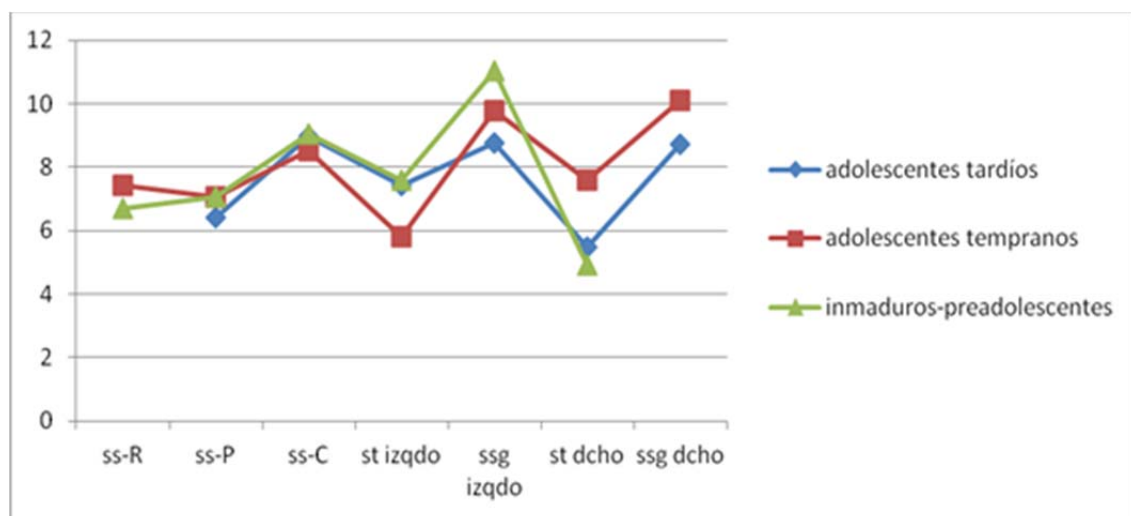


Figura 7.32. Gráfica que compara el grosor de los senos venosos duros en las tres etapas del estado subadulto de la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos.

Lo que podemos observar en las gráficas resultantes, es que el grupo de edad denominado **inmaduros-preadolescentes** del conjunto de La Sima de los Huesos, es el que más se aproximaría al comportamiento que se ve en el grupo de la etapa pubertaria (10-13 años) del conjunto de humanos modernos (figura 7.29.).

Vemos claramente como el grupo de **adolescentes tempranos** (figura 7.30.) de La Sima de los Huesos (los que se corresponden por edad con la etapa pubertaria) se sitúan por debajo de los valores obtenidos para los pubertales del conjunto más moderno, situándose más próximo a los conjuntos de las etapas con unos grosores menores de los senos. Algo similar sucede para la etapa de **adolescentes tardíos** (figura 7.31.), casi adultos, que se sitúan muy alejados de los pubertales modernos en casi todos los puntos.

Entre las tres etapas de edad en el conjunto de subadultos de La Sima de los Huesos (figura 7.32.), no vemos una etapa diferenciada tan claramente como sí se ha visto en la colección analizada de humanos modernos, y que como hemos comprobado pertenece a la etapa de la pubertad. Podemos destacar algunos altos valores en el grupo de los inmaduros comparado con las otras etapas, pero no hay un patrón tan claramente diferenciado.

Estos resultados podrían explicarse a partir de varias propuestas:

1. En este grupo de fósiles el periodo equivalente a la pubertad no se da en el mismo tramo de edad que en los humanos modernos, y se daría en una etapa anterior del desarrollo.
2. No existe la pubertad como un periodo claramente determinado en el desarrollo de este grupo fósil (que sí está bien definido en los humanos modernos), siendo adquiridos los cambios desde la infancia hasta la etapa adulta de manera gradual o de una forma diferente a como se da en los humanos modernos, pero no en un corto y crítico período del desarrollo.
3. Es posible sugerir un periodo similar a la pubertad en estos fósiles, pero que los valores menores de flujo sanguíneo cerebral (grosos de los senos venosos occipitales) obtenidos en el conjunto de individuos que representa esa etapa de desarrollo, puedan explicarse por los volúmenes cerebrales probablemente más bajos en los fósiles en comparación con los individuos modernos.

7.4.3.2.3.2. Grupo de adultos

La figura 7.33. representa la gráfica que compara los adultos de San Pablo y los de La Sima de los Huesos. Los rangos de valores obtenidos para la colección de humanos modernos quedan reflejados en la figura 7.34. y en la tabla 7.12. Los rangos de valores obtenidos para la colección de fósiles quedan reflejados en la figura 7.35. y en la tabla 7.13.

Los valores mínimos son bastante similares entre ambos grupos humanos, pero los valores máximos en los humanos modernos son ligeramente superiores comparado con La Sima de los Huesos (figuras 7.34. y 7.35. y tablas 7.12. y 7.13.). Esto puede ser debido a un mayor número de muestra usada en el conjunto de humanos modernos, o a valores superiores de su volumen endocraneal que desconocemos. Podemos decir entonces que los adultos de La Sima de los Huesos, se encuentran dentro del rango de valores obtenidos para los modernos, pero sin llegar al límite superior.

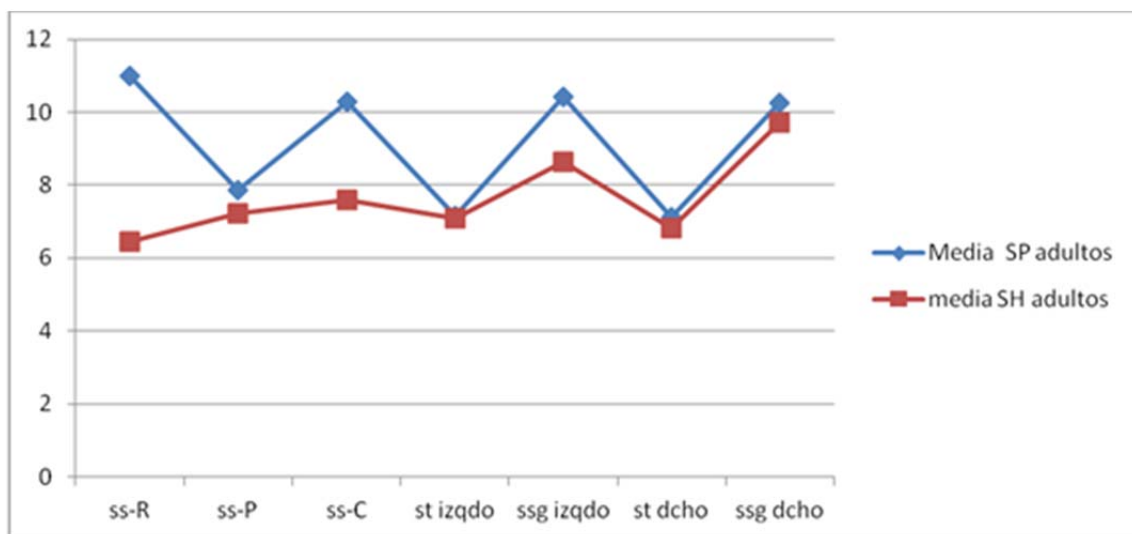


Figura 7.33. Gráfica que compara los valores medios del grosor de los senos venosos duros los individuos adultos de La Sima de los Huesos y San Pablo.

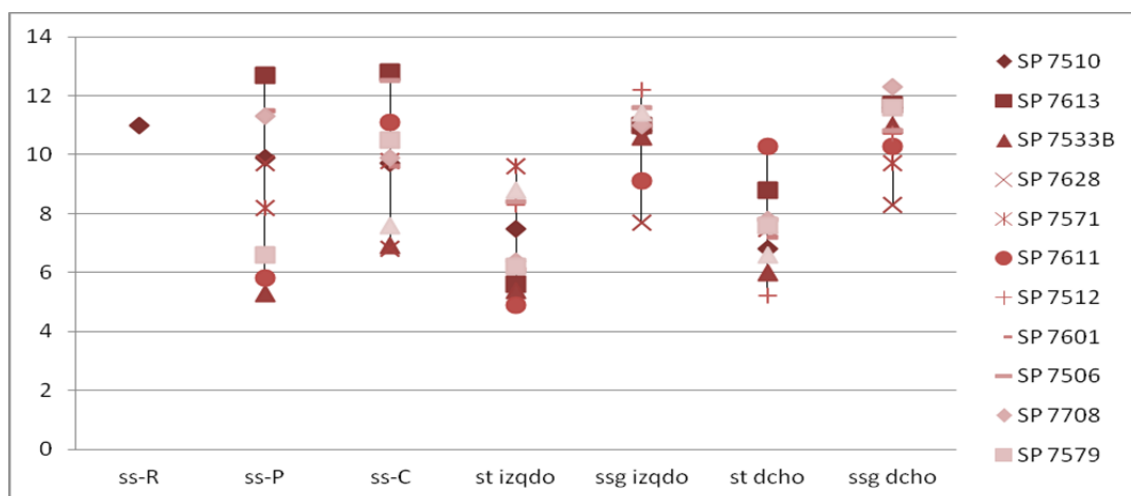


Figura 7.34. Valores de los senos duros de la colección de adultos de San Pablo.

Adultos de San Pablo				
	N	Media	Mínimo	máximo
ss-R	1	11,00000	11,00000	11,00000
ss-P	9	9,00000	5,30000	12,70000
ss-C	13	9,98462	6,80000	12,80000
st izqdo	13	7,03846	4,90000	9,60000
ssg izqdo	11	10,36364	7,60000	12,20000
st dcho	13	7,30000	5,20000	10,30000
ssg dcho	12	10,39167	5,90000	12,30000

Tabla 7.12. Valores medios, mínimos y máximos de los senos venosos duros en la colección de adultos de San Pablo

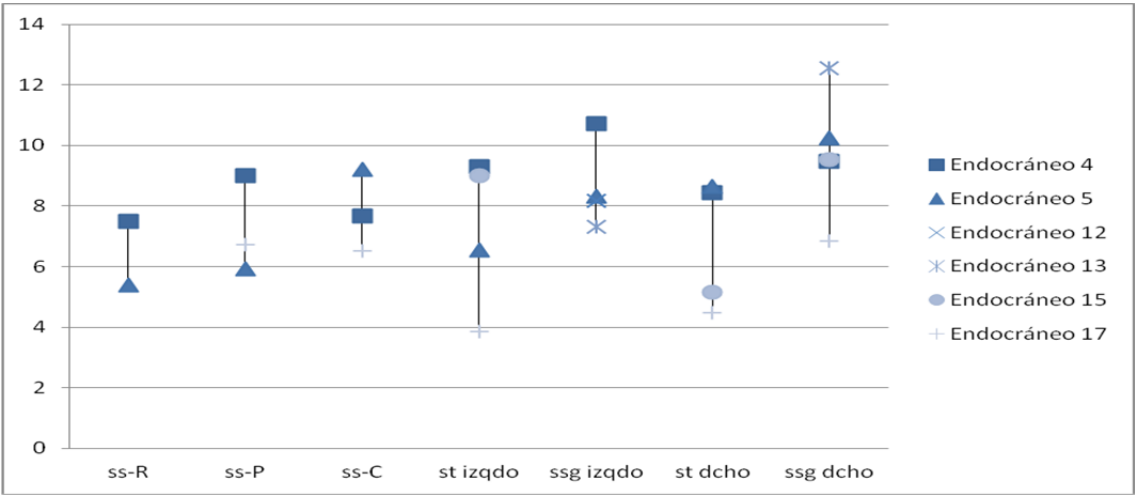


Figura 7.35. Valores de los senos dures de la colección de adultos de La Sima de los Huesos.

Adultos de La Sima de los Huesos				
	N	Media	Mínimo	Máximo
ss-R	2	6,43500	5,390000	7,48000
ss-P	4	6,99250	5,940000	9,00000
ss-C	4	7,69750	6,920000	9,22000
st izqdo	6	6,88833	3,890000	9,29000
ssg izqdo	4	9,00250	8,180000	10,72000
st dcho	6	7,31000	5,150000	8,64000
ssg dcho	6	10,33667	9,470000	12,54000

Tabla 7.13. Valores medios, mínimos y máximos de los senos venosos dures en la colección de adultos de La Sima de los Huesos.

7.4.3.2.3.3. Análisis comparativo entre endocráneos con volumen similar

Los valores obtenidos para los individuos actuales de la colección de Sepúlveda quedan reflejados en las figuras 7.36. y 7.37. y en la tabla 7.14.

individuo	ss-R	ss-P	ss-C	st izqdo	ssg izqdo	st dcho	ssg dcho
SEP 463	7,12	7,48	11,18		10,84	9,49	10,93
SEP 490	9,81	10,1	13,48	9,22	13,13	7,98	10,89
SEP 522	7,42	6,36	7,69	8,2	11,52	8,58	10,93
SEP 545	6,25	7,81	8,57	5,29	7,77	8,38	9,71
Media SEP grandes (\approx SH 4)	6,685	7,645	9,875	5,29	9,305	8,935	10,32
Media SEP peq (\approx SH 5)	8,60	8,27	9,83	8,79	12,05	7,27	9,64

Tabla 7.14. Resultados de las medidas del grosor de los senos venosos duros en los individuos de la colección de Sepúlveda seleccionados por su volumen endocraneal.

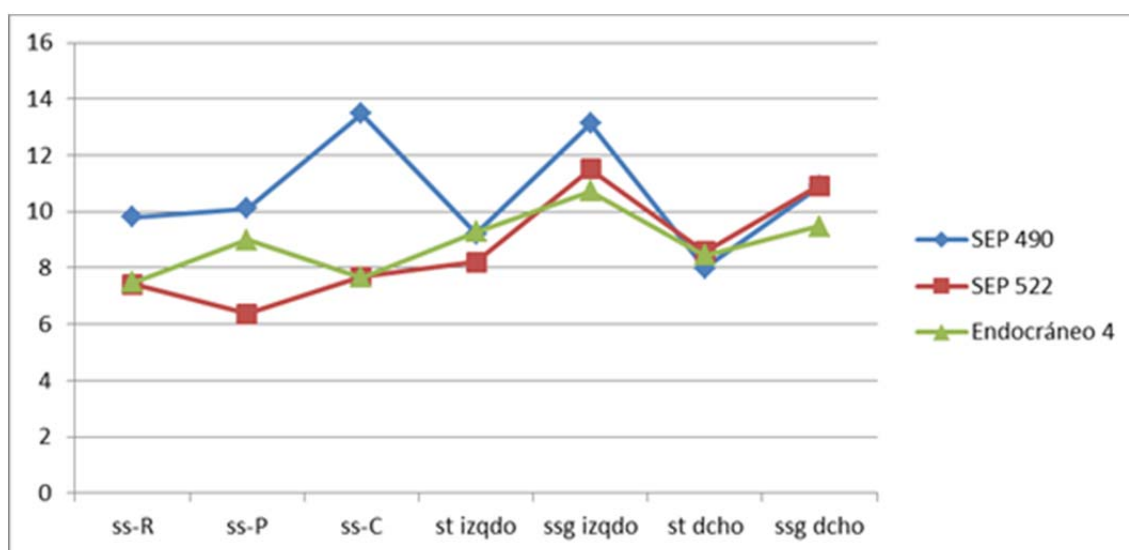


Figura 7.36. Comparación de los senos venosos duros de los individuos de SEP con volúmenes similares al endocráneo 4 de SH.

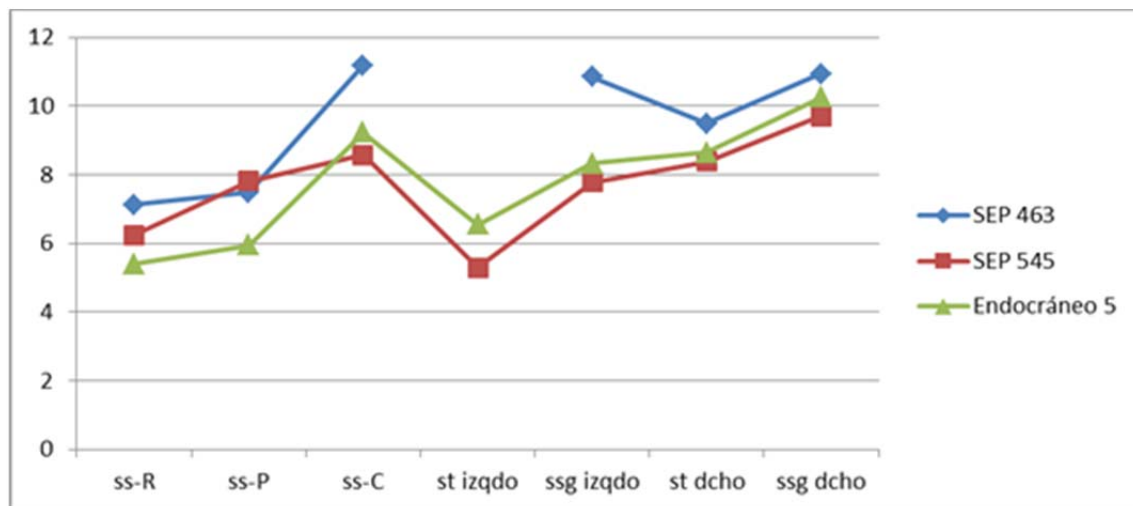


Figura 7.37. Comparación de los senos venosos duros de los individuos de SEP con volúmenes similares al endocráneo 5 de SH.

En las tres primeras mediciones correspondientes al seno sagital, observamos una gran variabilidad en los valores de todos los individuos. Parece que es un seno donde el flujo se recibe de manera irregular y diferente en cada ejemplar dependiendo de los afluentes y su actividad y requerimientos cerebrales. A partir de que el flujo abandona el seno sagital, ambos individuos de La Sima de los Huesos presenta un patrón muy similar a uno de los individuos modernos con un volumen endocraneal cercano al suyo.

Desde la confluencia, el valor de cada punto medido en el individuo de SH, se situaría dentro del rango de valores obtenidos para ambos individuos modernos, aunque más cercano a los valores del extremo inferior.

Marshall-Bowman, (2011) explica muy bien que el cráneo es una estructura rígida con un volumen fijo que contiene al cerebro, al fluido cerebroespinal (CSF) y al flujo sanguíneo. Debido a que estos componentes se alojan en un espacio no distensible (el cráneo), lo que sucede dentro de un individuo es que el incremento de uno de los fluidos (CSF o flujo sanguíneo) hace que la presión aumente rápidamente.

Estudios sobre la fisiología del flujo sanguíneo venoso cerebral, como la Hipótesis de Monro-Kellie, demuestran la relación entre el volumen y la presión intracraneal, dado que sus componentes son incompresibles.

Como nos indica Marshall-Bowman (2011), ya hace más de dos siglos, Alexander Monro aplicó conceptos físicos al espacio intracraneal y establece la hipótesis de que cualquier incremento en el volumen de uno de esos tres componentes anteriormente citados (cerebro, fluido cerebroespinal y flujo sanguíneo) dentro del espacio intracraneal, debe ser compensado por una disminución igual en el volumen de otro componente, de lo contrario aumentará la presión intracraneal. (Monro 1783 en Marshall-Bowman (2011). Luego Kellie apoyó con experimentos esa hipótesis y se dio lugar a la doctrina Monro-Kellie.

Si aplicamos este principio a los datos que tenemos para el conjunto de individuos con volúmenes endocraneales similares, entonces los resultados que indican grosores menores de los senos (un menor flujo o volumen sanguíneo), se verían equilibrados con un incremento del fluido cerebroespinal contenido en la cavidad endocraneal, dado que el cerebro no se modifica. Es decir, que los individuos dentro de cada grupo con los valores más bajos, tendrían mayor cantidad de fluido cerebroespinal.

Considerando que además de tener un papel importante en la homeostasis y metabolismo del cerebro, el fluido cerebroespinal además conlleva la protección mecánica del cerebro y previene los efectos de posibles impactos, la idea de una mayor cantidad de fluido cerebroespinal en los ejemplares fósiles podría relacionarse con el modo de vida (Rightmire 1998; Rightmire 2004; Gowlett, 2006). Esto apoya los resultados ya vistos en el capítulo 4 sobre los cuerpos de Pacchioni.

7.4.3.2.4. Otras Especies fósiles

Se han tenido en cuenta las medidas publicadas en Rosas *et al.*, (2008). En dicho trabajo los autores consideran una sola medida a lo largo del recorrido del seno sagital superior, SSS, a diferencia de las dos mediciones que se han tomado para esta tesis (Ss-P y Ss-R), tanto en la colección de La Sima de los Huesos como en las poblaciones modernas usadas como material comparativo.

Por ello, a partir de las medidas que en este trabajo se han tomado sobre los endocráneos de La Sima de los Huesos y sobre los endocráneos de un conjunto de fósiles (ver Tabla 7.15.), se ha calculado el valor promedio de esas dos mediciones (Ss-P y Ss-R), y se ha reconsiderado como SSS para poder utilizar esos ejemplares junto con los datos de aquellos tomados de Rosas *et al.*, (2008). Tampoco tienen en cuenta el seno sigmoideo, por lo que no se usará en esta parte del estudio comparativo. Las medidas que ellos denominan SSS-TS, RTS y LTS aquí serán consideradas ss-C, st derecho y st izquierdo respectivamente (tablas 7.16. y 7.17.)

A pesar de que para el estudio comparativo sólo podemos usar 4 medidas (SSS, SS-C, ST iz y ST dcho) y hemos tenido que reducir la cantidad de datos que hemos tomado y poseemos, aquí sí que proporcionamos los valores obtenidos en nuestras mediciones (tabla 7.15.), con el fin de que puedan ser usados en estudios futuros, de la misma forma que se ha hecho con los anteriores resultados para las poblaciones de La Sima de los Huesos y humanos modernos.

individuo	ss-R	ss-P	ss-C	st izqdo	ssg izqdo	st dcho	ssg dcho
La Ferrassie 1			15	5		11	
La Quina 5			9	6	10	5	8
La Chapelle			9	6	7	8	9
Tesick Tash	10	6	6	8	10	6	8
Neandertal	6	8	9				
Kabwe	7,80	8,44	10,7	6,3	7,9		
ZKD XII	5	7	10	7	9	7	8
ZKD III	7	6	8	6	9	7	7
Trinil 2	5	5	11	5		7	
Sm 3	6	5	7	7	7	5	5
Sangiran 2	4	5	9	6	6	9	8
Sangiran 10	5	6	9	8	9	6	
Ng 3	6	6			8		
Ng 1		5	9	3		9	10
Ng 6	8	6	8	4	7	7	
Ng 10			10			8	
Ng 11	6	4	9	6	8	7	8

Tabla 7.15. Valores de las medidas del grosor de los senos venosos derales en los fósiles humanos a los que se ha tenido acceso.

individuo	SSS	ss-C	st dcho	st izqdo	especie
Trinil 2	5	11	7	5	<i>H. erectus</i>
Sm 3	6	7	5	7	<i>H. erectus</i>
Sangiran 2*	7,4	8,4	7,6		<i>H. erectus</i>
Sangiran 10	6	9	6	8	<i>H. erectus</i>
Sangiran 12*	10,55	10,9	9,03		<i>H. erectus</i>
Nanjing I*	7,18		4,11	5,38	<i>H. erectus</i>
Ng 3	6				<i>H. erectus</i>
Ng 1	5	9	9	3	<i>H. erectus</i>
Ng 6	8	8	7	4	<i>H. erectus</i>
Ng 10		10	8		<i>H. erectus</i>
Ng 11	6	9	7	6	<i>H. erectus</i>
ZKD III	7	8	7	6	<i>H. erectus</i>
ZKD XII	7	10	7	7	<i>H. erectus</i>
Swanscombe	7	10	5	9	<i>H. heidelbergensis</i>
Ndutu*	6,7	11,8	7,9	5,6	<i>H. heidelbergensis</i>
Kabwe	8,44	10,75		6,28	<i>H. heidelbergensis</i>
Reilingen*	8,1	11,1		6,7	<i>H. heidelbergensis</i>
Steinheim*	8,2	9,9	6,4	5,8	<i>H. heidelbergensis</i>
La Ferrassie 1		15	11	5	<i>H. neanderthalensis</i>
La Quina 5		9	5	6	<i>H. neanderthalensis</i>
La Chapelle		9	8	6	<i>H. neanderthalensis</i>
Tesick Tash	10	6	6	8	<i>H. neanderthalensis</i>
Neandertal	8	9			<i>H. neanderthalensis</i>
Gibraltar 1*	7,1	8,2	6,2	6,2	<i>H. neanderthalensis</i>
Biache 1*	7,5	10,76	6,71	4,16	<i>H. neanderthalensis</i>
La Chaise S12*	9,5	8,93	8,76		<i>H. neanderthalensis</i>
La Chaise S9*	4,78	5,64	7,75		<i>H. neanderthalensis</i>
La Chaise BD6*	9,45	9,59	10,79	4,73	<i>H. neanderthalensis</i>
Vindija*	7,47	7,46	6,68		<i>H. neanderthalensis</i>
Guattari 1*	9,92	11,34	10,07	4,68	<i>H. neanderthalensis</i>
Hortus XLIX*	10,09	10,26	8,92	7,78	<i>H. neanderthalensis</i>
Salzgitter 1*	6,16	12,92		10,2	<i>H. neanderthalensis</i>
Le Moustier 1*	8,59		8,36	6,4	<i>H. neanderthalensis</i>
Tabun 1*	6	11	8,8		<i>H. neanderthalensis</i>
Spy 1*	8,5	12,2	4,2	7,8	<i>H. neanderthalensis</i>
Spy 2*	6,67	10,71	7,1	5,29	<i>H. neanderthalensis</i>
SD 1149*	8,01				<i>H. neanderthalensis</i>
SD 1219*	8,4	8,14	8,25	5,36	<i>H. neanderthalensis</i>

Tabla 7.16. Resultados del grosor de los senos venosos duros en la muestra fósil

* datos publicados en Rosas *et al.*, (2008).

7.4.3.2.5. La Sima de los Huesos Vs. otras especies fósiles

Enfrentamos los datos obtenidos en el conjunto de La Sima de los Huesos con los datos obtenidos en el apartado anterior en un conjunto de fósiles (tabla 7.16.) obteniendo la figura 7.38.

individuo	sss	ss-C	st izqdo	st dcho
Endocráneo 2		6,98	6,72	7,32
Endocráneo 3	7,325	7,37	7,04	6,95
Endocráneo 4	8,24	7,67	9,29	8,44
Endocráneo 5	5,665	9,22	6,54	8,64
Endocráneo 6	7,62	10,34	5,23	6,25
Endocráneo 7	6,43		5,88	7,54
Endocráneo 9	6,975	6,68	6,41	8,94
Endocráneo 11		10,13	8,13	3,4
Endocráneo 14	6,425	9,68	7,56	4,37
Endocráneo 15			9,01	5,15
Endocráneo 16		8,97	9	3,45
Endocráneo 17	6,71	6,51	3,85	4,49

Tabla 7.17. Valores de las medidas del grosor de los senos venosos dures en los endocráneos de La Sima de los Huesos, utilizados para el análisis comparativo con otros fósiles humanos.

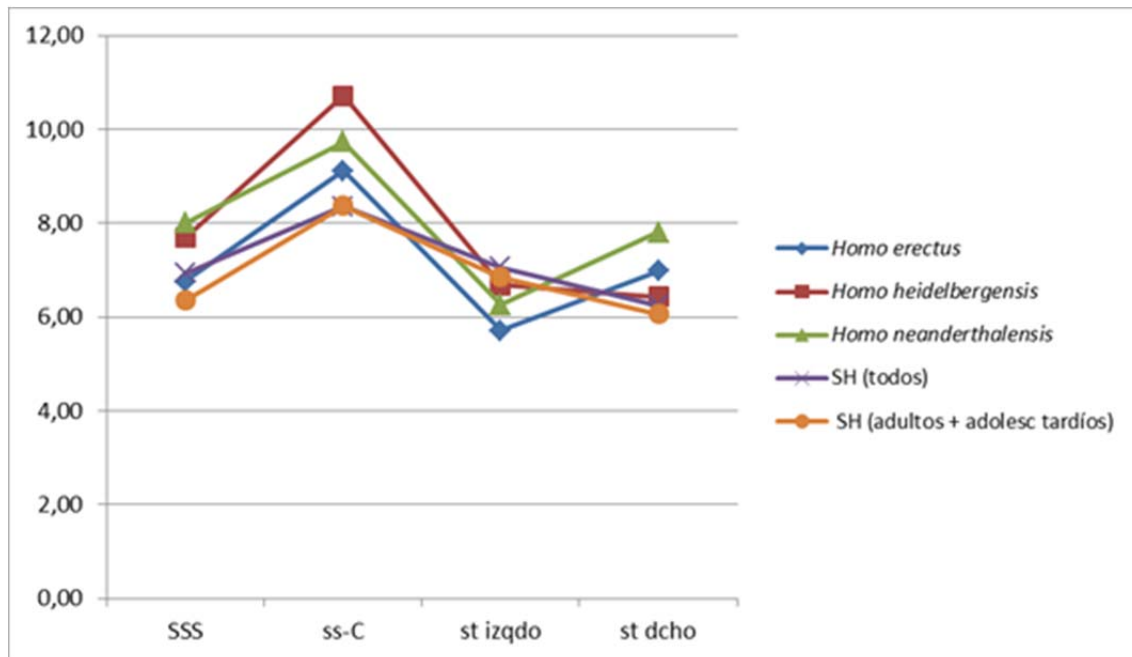


Figura 7.38. Comparación de los senos venosos dures de varios grupos fósiles con La Sima de los Huesos.

En todos los grupos (figura 7.38.) se observa un incremento en el grosor de los senos, en el punto donde el flujo sanguíneo se deriva desde el seno sagital hacia los transversos (ss-C).

Tanto el conjunto de *Homo erectus* como el de *Homo neanderthalensis* tienen de manera general los senos transversos derechos más gruesos que los izquierdos, a diferencia del conjunto de La Sima de los Huesos y el conjunto de otros fósiles del Pleistoceno medio (*Homo heidelbergensis*) cuya diferencia no es tan elevada entre los senos transversos, mostrando incluso valores ligeramente más elevados en el seno transversal izquierdo. Esto podría estar indicando un mayor equilibrio entre la irrigación de las regiones internas del cerebro y la irrigación de las regiones periféricas, que podría estar relacionado con el proceso de reorganización cerebral.

Estos valores pueden ser debidos a la escasez de la muestra del conjunto de fósiles del Pleistoceno medio, con insuficientes datos para el seno transversal derecho, o que, como sucede en el conjunto de La Sima de los Huesos y ya vimos con anterioridad, hay un elevado número de individuos con desviación del seno sagital hacia el transversal izquierdo, y en estos endocráneos, el grosor del seno transversal izquierdo es un 40-60% superior al derecho.

7.5. Conclusiones

El patrón de los vasos meníngeos de los endocráneos de La Sima de los Huesos comparten más parecido con el patrón mostrado por los neandertales que con otros grupos fósiles. Este patrón indicaría una buena irrigación de la región media del parietal con una mayor implicación de la rama anterior.

Los resultados que hemos obtenido, indican una diferencia importante en el tipo de irrigación entre *Homo erectus* -con bastante importancia de la rama posterior en la contribución a la red parietal- y los demás grupos-donde esa contribución se va reduciendo en favor de la rama anterior.

La mayor implicación de la rama anterior en la irrigación de la zona media del cerebro, podría haber sido un hecho importante y quizá crucial en el momento de la separación de *Homo erectus* y la rama evolutiva que acabará originando los linajes neandertal y de los humanos anatómicamente modernos.

En la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos, más de la mitad de los ejemplares tienen o es posible que tengan seno esfeno-parietal. Con este resultado se confirma por tanto que el seno de Breschet es un rasgo con alta frecuencia en Neandertales y pre-neandertales.

En la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos hay 3 individuos con diferentes patrones de los vasos meníngeos en cada hemisferio, y este es un hecho que se da en poblaciones modernas también, aunque los patrones observados en La Sima de los Huesos se incluyen en combinaciones de bajo porcentaje en las poblaciones humanas modernas.

Como vemos, la dominancia derecha de la desviación del seno sagital es la más representada en La Sima de los Huesos y en grupos de humanos modernos. El patrón de desviación simétrico tiene una elevada incidencia en las poblaciones actuales, siendo la menos representada en el grupo de La Sima de los Huesos, donde es la dominancia izquierda la que adquiere mayor relevancia sobre el patrón simétrico.

En 1 individuo de La Sima de los Huesos se ha observado un patrón de confluencia de senos anormal, considerado caso raro, y cuya frecuencia en poblaciones actuales también es muy baja.

En 2 individuos de La Sima de los Huesos se ha observado un patrón de drenaje occipital anormal que afectará a la presión intracraneal del cerebro (produciendo dolores de cabeza e incluso embolias). Para equilibrarlo se desarrolla un complejo de senos occipito-marginales cuya frecuencia en poblaciones actuales también es muy baja.

En los endocráneos de La Sima de los Huesos la descarga del flujo desde el seno sagital hacia el lado izquierdo ha resultado con valores superiores a la descarga que se produce hacia el lado derecho.

Los senos venosos de individuos pertenecientes a la etapa de la pubertad en poblaciones humanas actuales, muestran mayores valores y por tanto consideramos que transportan mayor flujo sanguíneo en respuesta a las necesidades del cerebro, debido a su elevada actividad durante esa etapa de desarrollo. Tras la pubertad, el proceso se hace más lento, y su actividad se centrará más en refinar y mejorar lo que ya posee, reestableciendo los niveles de flujo sanguíneo que llegan al cerebro.

El estudio de la pubertad en La Sima de los Huesos ha dado tres posibles hipótesis:

1. En el grupo de individuos subadultos de La Sima de los Huesos, el periodo equivalente a la pubertad no se da en el mismo periodo de edad que en los humanos modernos, y se daría en una etapa anterior del desarrollo.
2. No existe la pubertad como un periodo claramente determinado en el desarrollo de este grupo fósil (que sí está bien definido en los humanos modernos), siendo adquiridos los cambios desde la infancia hasta la etapa adulta de manera gradual o de una forma diferente a como se da en los humanos modernos, pero no en un corto y crítico período del desarrollo.
3. Es posible sugerir un periodo similar a la pubertad en estos fósiles, pero que los valores menores de flujo sanguíneo cerebral (grosos de los senos venosos occipitales) obtenidos en el conjunto de individuos que representa esa etapa de desarrollo, puedan explicarse por los volúmenes cerebrales probablemente más bajos en los fósiles en comparación con los individuos modernos.

Los grosos de los senos venosos en los adultos de La Sima de los Huesos, se encuentran dentro del rango de valores obtenidos para los humanos modernos, pero sin llegar al límite superior.

Los valores aproximados en los grosos de seno transversal derecho e izquierdo en La Sima de los Huesos y Pleistoceno medio podría estar indicando un mayor equilibrio entre la irrigación de las regiones internas del cerebro y la irrigación de las regiones periféricas, que podría estar relacionado con un proceso de reorganización cerebral.

A pesar de las diferencias en la importancia de la irrigación de unas regiones u otras entre los distintos grupos humanos, o en las fases de maduración del cerebro en su paso a estado adulto, la base funcional del sistema sanguíneo cerebral en la población de La Sima de los Huesos, parece tener las mismas debilidades, y por tanto seguramente respondería de la misma forma ante los mismos estímulos, carencias y patologías/anomalías que en otros grupos, como indican la aparición de complejo occipito-marginal para reducir la presión intracraneal, o cómo afecta la craniosinóstosis al patrón de los vasos meningeos y el desarrollo de los senos duros que se ven afectados por esta patología.

Esta base funcional del sistema sanguíneo podría estar ya establecida hace al menos 430 000 años (edad cronológica de los restos humanos de La Sima de los Huesos) y habría sufrido pocos cambios hasta la actualidad, básicamente relacionados con requerimientos metabólicos y desarrollo.

Capítulo 8.

Asimetrías y lateralidad manual

8.1. Introducción

Los hemisferios del cerebro humano son asimétricos, tanto funcional como estructuralmente. Una explicación dada tradicionalmente a este hecho es que de esta forma se evita una duplicación en los costes de los circuitos neurales con la misma función (Levy, 1977), y se disminuye la interferencia entre funciones distintas (Galaburda *et al.*, 1978), ya que la especialización funcional está parcialmente basada en la optimización de la microestructura local de esas funciones (Hutsler & Galuske, 2003).

La división del trabajo entre los dos hemisferios se conoce como lateralización (Kalat, 2004) y desde mediados del siglo XIX, se reconoce que varias funciones cognitivas superiores están lateralizadas (Hutsler & Galuske, 2003).

8.1.1. Asimetría funcional

La asimetría funcional mejor conocida es la especialización para el lenguaje en el hemisferio izquierdo, representada por el giro inferior de la tercera circunvolución frontal, y el Planum temporal (Geschwind & Levitsky, 1968; Zilles *et al.*, 1996; Teszner *et al.*, 1972; Witelson & Pallie, 1973; Wada *et al.*, 1975; Chi *et al.*, 1977; Galaburda *et al.*, 1978; Kalat, 2004), lo que se corresponde con el **Área de Broca** (véase en el punto 8.3.) y el **Área de Wernicke** respectivamente.

Las asimetrías funcionales han sido estudiadas por diversos autores a lo largo de las últimas décadas (Holloway & De Lacoste-Lareymondie, 1982; Foundas *et al.*, 1996; Aboitiz & Garcia, 1997; Toga & Thompson, 2003; Kalat, 2004; Hopkins, *et al.*, 2007; Jung *et al.*, 2009...etc.)

El género masculino parece tener una mayor asimetría del Planum temporal y del giro de Heschl's comparado con el género femenino. Esto sería consistente con la idea de que la estructura del cerebro está mas lateralizada en hombres que en mujeres (Toga & Thompson, 2003). Esta idea también es expresada por Holloway y de LaCoste-Lareymondie (1982). No hay muchas evidencias claras, pero si algunas pruebas y sospechas de que la selección natural ha operado en competencias de diferenciación de tareas entre el hombre y la mujer en los primeros homínidos, y al menos en grupos como los neandertales se confirma (ver Estalrriich & Rosas, 2015).

Los hombres tienen un cerebro organizado de manera más asimétrica y la caza y la recolección tendrían alguna base neuroanatómica.

No vamos a tener en cuenta estas dos estructuras (Planum temporal y giro de Heschl's), puesto que se extienden hacia el interior del cerebro y escapan de la capacidad real de estudio de la paleoneurología sobre los endocráneos.

8.1.2. Asimetría estructural

La **asimetría estructural** más común son las denominadas **petalias** (desarrollado en el siguiente punto 8.2.), y se han relacionado directamente con la habilidad manual diestra o zurda del individuo.

Se conocen más asimetrías estructurales cerebrales como la *Perisylvian Asymmetry*. La trayectoria asimétrica de la cisura de Silvio fue una de las primeras asimetrías anatómicas en ser descrita (Cunningham, 1892 en Toga *et al.*, 2003), como por ejemplo la longitud de la **fisura de Silvio**, más larga en el lado izquierdo que en el derecho; o la altura a la que se encuentra su región final, más alta en el lado derecho sobre todo en diestros, aunque iguala en altura o supera en el lado izquierdo en los zurdos, tanto en humanos como en grandes primates; o su única rama anterior en el lado derecho frente a las dos ramas separadas en el izquierdo (LeMay, 1976; LeMay *et al.*, 1982; Zilles *et al.*, 1996).

No hay diferencia en la longitud entre el surco central derecho e izquierdo, pero sí en que la apertura del surco central izquierdo se localiza en una posición más rostral que el derecho (Zilles *et al.*, 1996).

Los canales venosos también muestran asimetrías. La que se puede observar más claramente es la **desviación del flujo sanguíneo** del seno sagital superior hacia los senos transversos en la región occipital, en la confluencia de senos, lo que se conoce como la Prensa de Herófilo (Torcular Herophili). Un alto porcentaje lo hace hacia el lado derecho, aunque también aparecen casos de desvío hacia el lado izquierdo y hacia ambos lados simétricamente. En este estudio, nos encontramos con algunas modificaciones a los patrones más generales, y éstos serán contemplados en la sección dedicada al **sistema sanguíneo** (ver capítulo 7).

En general, el apoyo empírico para las asimetrías anatómicas está bien documentado (Geschwind & Levitsky, 1968; LeMay, 1976; Galaburda *et al.*, 1978; Chui & Damasio, 1980; Amunts *et al.*, 1999; Gilissen, 2001; Watkins *et al.*, 2001; Hugdahl, 2005; Chiarello *et al.*, 2009; Lyttelton *et al.*, 2009...etc)

8.2. Petalias

8.2.1. Introducción y antecedentes

8.2.1.1. Definición

La **petalia**, término usado comúnmente por los anatomistas, es la extensión de un hemisferio cerebral sobre el otro (Gilissen, 2001). Holloway *et al.*, (2004) lo expresan como *una indicación del desarrollo diferencial de un hemisferio cerebral sobre el contralateral, medido por la proyección de un lóbulo sobre el contralateral, o por la anchura diferencial*. Esta extensión observada de un hemisferio sobre el homólogo, es debida al proceso conocido como “*Yakovlevian anticlockwise torque*” o “*Torsión de Yakovlev*” (ver figura 8.1.) que es una distorsión geométrica de los hemisferios que provoca una extensión del lóbulo occipital izquierdo, que cruza la línea media sobre el derecho (Toga & Thompson, 2003).

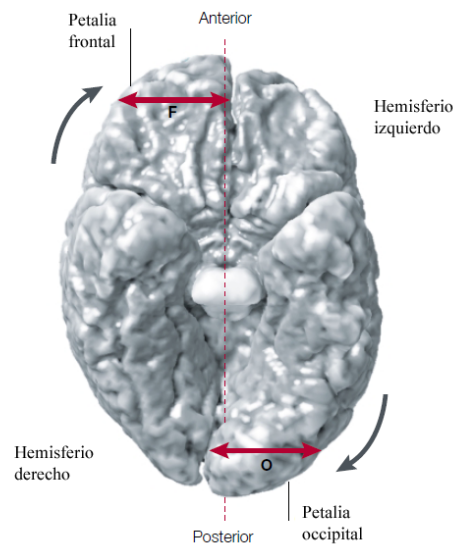


Figura 8.1. Modificado de Toga & Thompson (2003). Vista inferior del cerebro. Descripción e imagen asociadas al patrón presente en individuos diestros. En individuos zurdos, las mayores proyecciones se dan en los hemisferios contrarios.

8.2.1.2. Descripción general de las petalias.

Aunque los dos hemisferios cerebrales son similares en peso y volumen, la distribución de los tejidos difiere bastante entre ambos hemisferios (Toga & Thompson, 2003).

De manera general, los estudios confirman que el hemisferio izquierdo es más largo que el derecho en humanos actuales, tanto en adultos como en niños, incluso recién nacidos y fetos (LeMay, 1976), ya que las petalias fronto-occipitales y otras asimetrías cerebrales ya se desarrollan durante el período fetal (McDonald & Murray, 2004)

En las petalias humanas, habitualmente se da una extensión del lóbulo frontal en el hemisferio derecho y del occipital en el izquierdo (LeMay 1977; Chui & Damasio, 1980; LeMay, 1984; Gilissen, 2001; Toga & Thompson, 2003). En este sentido, la porción posterior del hemisferio izquierdo y la anterior del derecho, comúnmente son más anchas y se proyectan con más frecuencia que sus homólogos o lo que es lo mismo, una mayor proyección frontal o caudal está usualmente acompañada de una mayor extensión lateral del hemisferio más proyectado respecto al otro (Zilles *et al.*, 1996; Gilissen, 2001).

La mayoría de las superficies lateral y medial del lóbulo occipital, están más proyectadas lateral y medialmente en el hemisferio izquierdo que en el derecho (petalia occipital). La lateralización opuesta se encuentra en el lóbulo frontal (petalia frontal), en las superficies lateral y medial y en la parte dorsal y rostral del lóbulo temporal, donde el hemisferio derecho está más proyectado (Zilles *et al.*, 1996).

Las petalias han sido directamente relacionadas con la destreza manual del individuo (LeMay, 1992). La petalia frontal derecha y occipital izquierda (FD/OI), es el patrón habitual en la mayoría de los diestros siendo éstos un 90% de la población humana actual. El 10% restante se correspondería por tanto a los no diestros, de los que un 1% estaría representado por ambidiestros (Rodríguez *et al.*, 2010).

Éstos presentan en su mayoría un patrón de petalias contrario al de los diestros, siendo éste por lo tanto frontal izquierdo-occipital derecho (FD/OI) y también se relaciona la falta de asimetría con el grupo de los no diestros (LeMay, 1976, 1977, 1984; Gilissen, 2001; Toga & Thompson, 2003), aunque hay autores que no están de acuerdo con esta idea (Chiu & Damasio, 1980).

8.2.2. Métodos

8.2.2.1. Cuantificación de las petalias en los endocráneos de La Sima de los Huesos

Para cuantificar las proyecciones de cada petalia en los endocráneos procedentes de La Sima de los Huesos, usaremos un método sugerido por la Dra. Dean Falk, del Departamento de Antropología de la Universidad Estatal de Florida, desarrollado a partir de LeMay *et al.*, (1982).

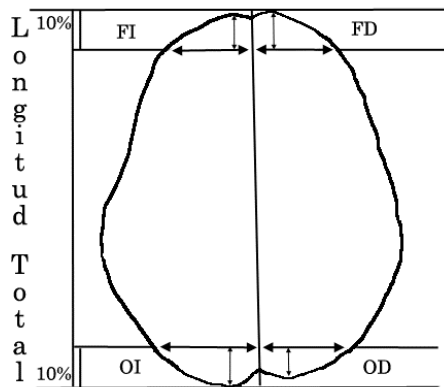


Figura 8.2. Método utilizado para cuantificar las petalias. FD- Frontal derecha; FI- Frontal izquierda; OD- Occipital derecha; OI- Occipital izquierda

8.2.2.2. Cálculo del grado de asimetría

A partir de los datos brutos obtenidos con la medición de las proyecciones o petalias, se han calculado las diferencias entre hemisferios homólogos, y el grado de asimetría que presenta cada región analizada (ver tabla 8.3.). Para obtener el grado de asimetría, se han calculado primero las diferencias entre hemisferios, restando a los valores del lado derecho los valores del lado izquierdo.

Por lo tanto, resultados positivos indican valores superiores en el hemisferio derecho y resultados negativos indican valores superiores en el lado izquierdo. Estos valores son importantes a la hora de asignar si la petalia es derecha o izquierda para encajar el patrón como FD/OI de un diestro o FI/OD de un zurdo en el estudio de la lateralidad.

8.2.3. Material

8.2.3.1. La Sima de los Huesos

Solo se ha podido trabajar sobre los endocráneos 4, 5, 6, 7, 9, 11, 14, 16 y 17. Que son los que mantienen los polos frontales y occipitales necesarios para la aplicación del procedimiento previamente descrito.

8.2.3.2. Material comparativo

En la bibliografía nos encontramos con la descripción de las petalias de varios fósiles a lo largo del registro. La asociación de los patrones de petalias, se hace en su mayoría a partir de la observación de las proyecciones en longitud de los distintos hemisferios. En algunos casos, se observa también la anchura, pero no es lo habitual.

8.2.4. Resultados y discusión

8.2.4.1. Cuantificación de las petalias en los endocráneos de La Sima de los Huesos

Se han tomado los datos métricos en mm de cada una de las proyecciones, tanto en longitud como en anchura.

Individuo	Anchura (mm)				Longitud (mm)			
	FD	FI	OD	OI	FD	FI	OD	OI
EnCr. 4	44.84	41.25	45.53	42.48	16.51	17.46	15.55	17.46
EnCr. 5	39.68	37.07	41.32	45.45	16.15	15.05	14.51	16.15
EnCr. 6	39.98	39.34	41.11	44.11	16.51	16.79	14.97	16.79
EnCr. 7	36.24	36.15	36.67	45.15	15.25	16.28	14.73	16.28
EnCr. 9	40.04	41.49	36.9	39.01	17.32	16.10	13.02	17.32
EnCr. 11	41.99	37.81	-	46.80	15.42	15.88	14.02	15.88
EnCr. 14	43.34	40.15	44.02	43.85	16.33	15.04	14.44	16.33
EnCr. 16	42.10	41.59	43.98	-	17.15	16.39	16.77	16.14
EnCr. 17	42.38	39.43	-	43.16	16.32	14.84	16.12	15.73

Tabla 8.1. Resultado de las medidas de las petalias en los endocráneos de La Sima de los Huesos. Valores destacados en negrita, son los valores superiores resultantes en cada hemisferio, los que indican dónde se localiza la proyección o petalia.

8.2.4.1.1. Patrones de petalias observados en los endocráneos de La Sima de los Huesos.

Frontal

Las **anchuras** de ambos frontales indican una dominancia del frontal derecho sobre el izquierdo.

Algunos datos a destacar:

En los endocráneos 6 y 7 apenas existe asimetría en la anchura.

En el endocráneo 9 el frontal izquierdo es ligeramente más ancho que el derecho.

Cuando observamos los valores de la **longitud**, encontramos que no hay un hemisferio dominante en el conjunto.

Algunos datos a destacar:

En los endocráneos 6, 11 y 16 apenas existe asimetría en la longitud.

En los endocráneos 4 y 7 es el frontal izquierdo el que muestra mayor longitud.

Occipital

Una primera observación general nos confirma la dominancia del lóbulo occipital izquierdo sobre el derecho, tanto en **anchura** como en **longitud** en la mayoría de los ejemplares.

Algunos datos a destacar:

En el endocráneo 4, es el occipital derecho quien se muestra más ancho.

En el endocráneo 14 apenas existe asimetría en la anchura.

En los endocráneos 16 y 17 apenas existe asimetría en la longitud.

En el endocráneo 11, a pesar de no tener los valores de anchura de ambos occipitales, el valor tan elevado que obtenemos en el occipital izquierdo (46,80 mm) podría confirmar su dominancia sobre su homólogo.

Es destacable el hecho de la falta de asimetría que se observa en algunos ejemplares y esa falta de asimetría se relaciona principalmente con no diestros. Galaburda *et al.*, (1978) confirman que los cerebros con asimetría inversa o sin una asimetría en particular (incluida la asimetría normal pero muy leve) son más comunes en zurdos o como explican Springer & Deutsch (1989), los zurdos muestran menos asimetrías que los diestros, y es una evidencia clínica que apunta a una mayor bilateralidad en zurdos, además de que los diestros muestran más fuertes sus preferencias que los zurdos.

A pesar de que en algunos casos la asimetría es muy leve, se han recogido en una tabla los porcentajes de cada hemisferio donde se observa directamente la proyección, sin tener en cuenta la cantidad. Ver Tabla 8.2.

Región	Proyección	Nº hemisferios	Hemisferio	porcentaje
Frontal	anchura	9	Derecho	88,89
			izquierdo	11,11
	longitud	9	Derecho	55,56
			izquierdo	44,44
Occipital	Anchura	7	Derecho	28,57
			Izquierdo	71,43
	longitud	9	Derecho	22,22
			izquierdo	77,78

Tabla 8.2. Porcentajes de las proyecciones asociadas a las petalias.

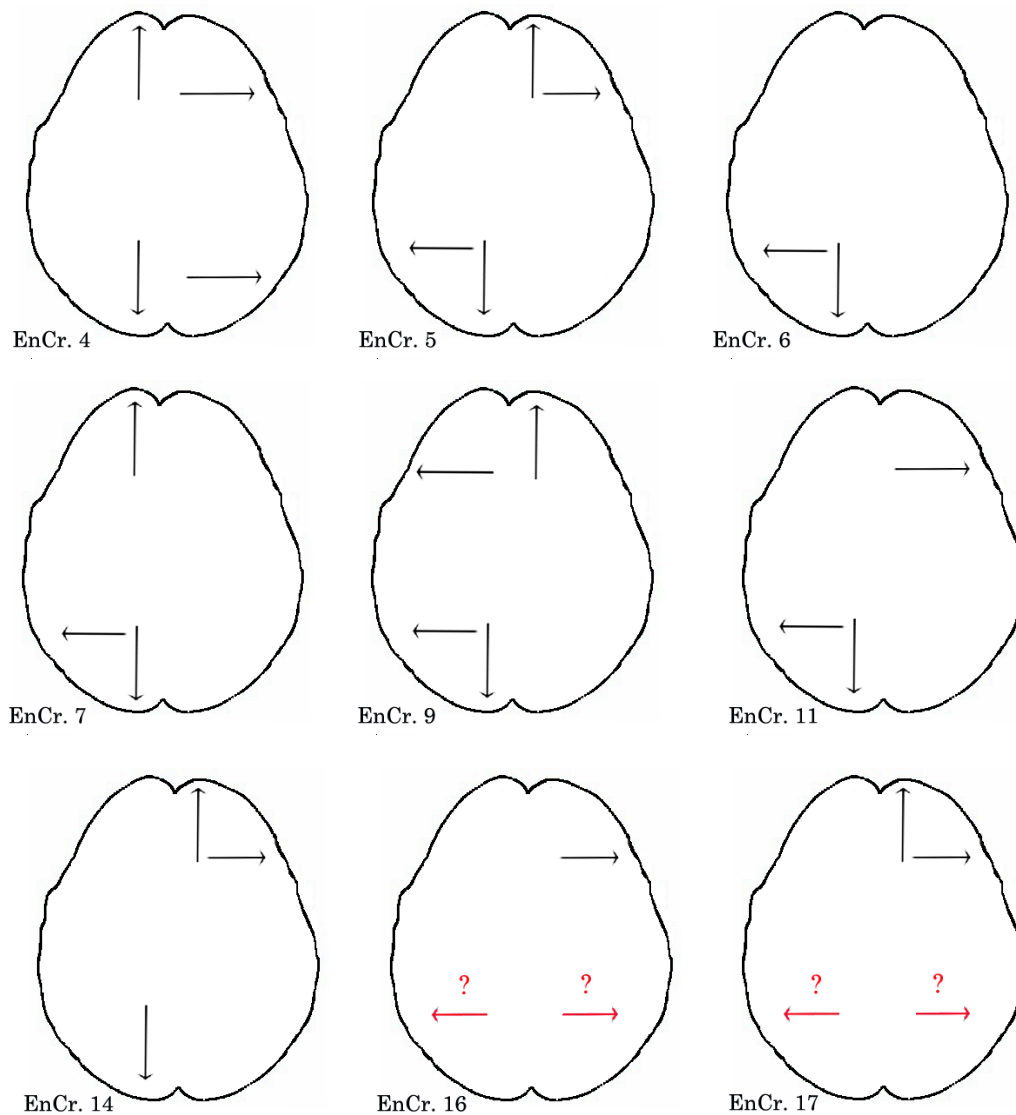


Figura 8.3. Representación de las petalias en cada uno de los endocráneos de La Sima de los Huesos. La ausencia de petalia marcada en la imagen implica una ausencia de asimetría o una asimetría muy leve.

8.2.4.2. Cálculo del grado de asimetría

Bear *et al.*, (1986) realizan un interesante estudio sobre las asimetrías y la asociación con la lateralidad manual en poblaciones modernas, y obtienen una serie de conclusiones, que vamos a comparar con los resultados obtenidos en la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos.

Una primera conclusión de su trabajo es que las diferencias entre las proyecciones de anchura son mayores que las diferencias entre las proyecciones de longitud. Este hecho puede observarse en la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos, donde los valores promedio (de los valores absolutos) para las proyecciones de las petalias son **2,13 mm para la anchura frontal y 3,49 mm para la anchura occipital**, frente a los 0,95 mm para la longitud frontal y 1,78 mm para la longitud occipital.

Otra de las conclusiones que destacan es que las diferencias son mayores en los lóbulos occipitales que en los lóbulos frontales. En los endocráneos de La Sima de los Huesos, como acabamos de ver en los valores promedio, también sucede así, con valores para las proyecciones de las petalias de **anchura y longitud occipital de 3,49 mm y 1,78 mm** respectivamente frente a las proyecciones de las petalias de anchura y longitud frontales que son 2,13 mm y 0,95 mm respectivamente.

Como dijimos previamente, de manera general los estudios confirman que el hemisferio izquierdo es más largo que el derecho en humanos actuales (LeMay, 1976).

Se ha calculado el porcentaje de asimetría de los dos hemisferios completos, para completar la descripción de cada endocráneo y comprobar si el hemisferio izquierdo es más largo que el derecho también en este grupo humano fósil.

Anchura frontal	Derecha	Izquierda	Dcha-izqda	Valor absoluto	Dcha-izqda/dcha	%
EnCr. 4	44,84	41,25	3,59	3,59	0,08	8,01
EnCr. 5	39,68	37,07	2,61	2,61	0,07	6,58
EnCr. 6	39,98	39,34	0,64	0,64	0,02	1,60
EnCr. 7	36,24	36,15	0,09	0,09	0,00	0,25
EnCr. 9	40,04	41,49	-1,45	1,45	0,04	3,62
EnCr. 11	41,99	37,81	4,18	4,18	0,10	9,95
EnCr. 14	43,34	40,15	3,19	3,19	0,07	7,36
EnCr. 16	42,1	41,59	0,51	0,51	0,01	1,21
EnCr. 17	42,38	39,43	2,95	2,95	0,07	6,96
Valores promedio	41,18	39,36		2,13	0,05	5,06
Anchura occipital						
EnCr. 4	45,53	42,48	3,05	3,05	0,07	6,70
EnCr. 5	41,32	45,45	-4,13	4,13	0,10	10,00
EnCr. 6	41,11	44,11	-3	3	0,07	7,30
EnCr. 7	36,67	45,15	-8,48	8,48	0,23	23,13
EnCr. 9	36,9	39,01	-2,11	2,11	0,06	5,72
EnCr. 11	-	46,8				
EnCr. 14	44,02	43,85	0,17	0,17	0,00	0,39
EnCr. 16	43,98	-				
EnCr. 17	-	43,16				
Valores promedio	41,36	43,75		3,49	0,09	8,87
Longitud frontal						
EnCr. 4	16,51	17,46	-0,95	0,95	0,06	5,75
EnCr. 5	16,15	15,05	1,1	1,1	0,07	6,81
EnCr. 6	16,51	16,79	-0,28	0,28	0,02	1,70
EnCr. 7	15,25	16,28	-1,03	1,03	0,07	6,75
EnCr. 9	17,32	16,1	1,22	1,22	0,07	7,04
EnCr. 11	15,42	15,88	-0,46	0,46	0,03	2,98
EnCr. 14	16,33	15,04	1,29	1,29	0,08	7,90
EnCr. 16	17,15	16,39	0,76	0,76	0,04	4,43
EnCr. 17	16,32	14,84	1,48	1,48	0,09	9,07
Valores promedio	16,33	15,98		0,95	0,06	5,83
Longitud occipital						
EnCr. 4	15,55	17,46	-1,91	1,91	0,12	12,28
EnCr. 5	14,51	16,15	-1,64	1,64	0,11	11,3
EnCr. 6	14,97	16,79	-1,82	1,82	0,12	12,16
EnCr. 7	14,73	16,28	-1,55	1,55	0,11	10,52
EnCr. 9	13,02	17,32	-4,3	4,3	0,33	21,36
EnCr. 11	14,02	15,88	-1,86	1,86	0,13	13,27
EnCr. 14	14,44	16,33	-1,89	1,89	0,13	13,09
EnCr. 16	16,77	16,14	0,63	0,63	0,04	3,76
EnCr. 17	16,12	15,73	0,39	0,39	0,02	2,42
Valores promedio	14,90	16,45		1,78	0,12	11,13

Tabla 8.3. Cálculo del grado de asimetría en los endocráneos de La Sima de los Huesos.

	Anchura		Longitud	
	Frontal	Occipital	Frontal	Occipital
Promedio % grado asimetría	5,06	8,87	5,83	11,13
Promedio valor absoluto	2,13	3,49	0,95	1,78

Tabla 8.4. Promedio del porcentaje del grado de asimetría de cada petalia y promedio de los valores absolutos de la diferencia entre hemisferios (extraído de Tabla 8.3.)

Individuo	derecho	izquierdo	dcha-izq	valor absoluto	dcha-izq/dcho	%
Endocráneo 4	171,35	174,12	-2,77	2,77	0,02	1,62
Endocráneo 5	159,83	159,9	-0,07	0,07	0,00	0,04
Endocráneo 6	166,58	168,57	-1,99	1,99	0,01	1,19
Endocráneo 7	161,31	162,3	-0,99	0,99	0,01	0,61
Endocráneo 9	170,67	173,81	-3,14	3,14	0,02	1,84
Endocráneo 11	157,15	160,38	-3,23	3,23	0,02	2,06
Endocráneo 14	160,88	162,78	-1,9	1,9	0,01	1,18
Endocráneo 16	168,3	167,46	0,84	0,84	0,00	0,50
Endocráneo 17	168,16	168,21	-0,05	0,05	0,00	0,03

Tabla 8.5. Grado de asimetría en la longitud de los hemisferios.

El endocráneo 4 tiene el hemisferio derecho más ancho en su totalidad y el izquierdo es más estrecho y un 1.62% más largo. El endocráneo 5 muestra un patrón de diestro sin dudas. Sus hemisferios son casi igual de largos con un 0.04% de asimetría entre ellos. El endocráneo 6 tiene las mayores proyecciones en el lóbulo occipital izquierdo y el hemisferio izquierdo más largo un 1.19%. El endocráneo 7 tiene el hemisferio izquierdo ligeramente más largo un 0.61%. El endocráneo 9 tiene el hemisferio izquierdo más ancho y bastante más largo, siendo un 1.84% mayor que el homólogo. El endocráneo 11 tiene el hemisferio izquierdo bastante más largo, siendo destacable el 2.06% de diferencia. El endocráneo 14 tiene el hemisferio izquierdo un poco más largo un 1.18%. El endocráneo 16 es el único endocráneo que tiene el hemisferio derecho más largo. El endocráneo 17, al igual que el endocráneo 5, muestra hemisferios casi igual de largos con un 0.03% de asimetría entre ellos.

Por lo tanto, ante estos resultados podemos confirmar que en el conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos también el hemisferio izquierdo es generalmente más largo que el derecho, de la misma forma que en los humanos modernos.

8.2.4.3. Relación de las petalias con la lateralidad manual en los endocráneos de La Sima de los Huesos

Se va a considerar el patrón de diestros FD/OI como la combinación “normal” al ser la más representada en las poblaciones humanas actuales, lo que incluye los valores positivos de anchura y longitud frontal, y los valores negativos de anchura y longitud occipital en los resultados obtenidos en la tabla 8.3.

La falta de asimetría se ha relacionado con la lateralidad zurda, ya que como explican Galaburda *et al.*, (1978) y Springer & Deutsch (1989), los zurdos muestran menos asimetrías que los diestros, y es una evidencia clínica que apunta a una mayor bilateralidad en zurdos (el 1% de los no diestros son ambidiestros según Rodríguez *et al.*, (2010). Indican también que hay autores que consideran que hay diestros y no diestros (sustituyendo la palabra zurdo), porque los diestros muestran más fuertes sus preferencias que los zurdos y ambidiestros.

Por lo tanto, valores negativos o próximos a 0 de anchura y longitud frontal, y los valores positivos o próximos a 0 de anchura y longitud occipital en los resultados obtenidos en la tabla 8.3., se van a tratar como petalias asociadas a patrones diferentes al de la lateralidad diestra.

Una vez analizado cada uno de los valores obtenidos, y teniendo en cuenta las indicaciones que se acaban de describir, la relación de las petalias con la lateralidad manual en los endocráneos de La Sima de los Huesos viene explicado y descrito en la tabla 8.6.

Endocráneo	Frontal		Occipital	
	Anchura	Longitud	Anchura	Longitud
4	3.59 mm a favor del lado derecho 8.01 % de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>	0.95 mm a favor del lado izquierdo 5.75% de asimetría <u>Esto es contrario al patrón de un diestro</u>	3.05 mm a favor del lado derecho 6.70% de asimetría <u>Esto es contrario al patrón de un diestro</u>	1.91 mm a favor del lado izquierdo 12.28% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>
5	2.61 mm a favor del lado derecho 6.58 % de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>	1.1 mm a favor del lado derecho 6.81% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>	4.13 mm a favor del lado izquierdo 10% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>	1.64 mm a favor del lado izquierdo 11.30% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>
6	0.64 mm a favor del lado derecho El valor tan bajo cercano a 0, nos habla acerca de falta de asimetría 1.60% de asimetría <u>Esto es contrario al patrón de un diestro</u> <u>values well below the average</u>	0.28 mm a favor del lado izquierdo El valor tan bajo cercano a 0, nos habla acerca de falta de asimetría 1.70% de asimetría <u>Esto es contrario al patrón de un diestro</u>	3 mm a favor del lado izquierdo 7.30% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>	1.82 mm a favor del lado izquierdo 12.16% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>
7	0.09 mm a favor del lado derecho El valor tan bajo cercano a 0, nos habla acerca de falta de asimetría 0.25% de asimetría <u>Esto es contrario al patrón de un diestro</u>	1.03 mm a favor del lado izquierdo 6.75% de asimetría <u>Esto es contrario al patrón de un diestro</u>	8.48 mm a favor del lado izquierdo 23.13% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>	1.55 mm a favor del lado izquierdo 10.52% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>
9	1.45 mm a favor del lado izquierdo 3.62% de asimetría. <u>Esto es contrario al patrón de un diestro</u>	1.22 mm a favor del lado derecho 7.04% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>	2.11 mm a favor del lado izquierdo 5.72% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>	4.3 mm a favor del lado izquierdo 21.36% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>
11	4.18 mm a favor del lado derecho 9.95% de asimetría. <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>	0.46 mm a favor del lado izquierdo El valor tan bajo cercano a 0, nos habla acerca de falta de asimetría 2.98% de asimetría <u>Esto es contrario al patrón de un diestro</u>	Sin datos	1.86 mm a favor del lado izquierdo 13.27% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>

Endocráneo	Frontal		Occipital	
	Anchura	Longitud	Anchura	Longitud
14	3.19 mm a favor del lado derecho 7.36 % de asimetría. <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>	1.29 mm a favor del lado derecho 7.90% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>	0.17 mm a favor del lado derecho El valor tan bajo cercano a 0, nos habla acerca de falta de asimetría 0.39% de asimetría <u>Esto es contrario al patrón de un diestro</u>	1.89 mm a favor del lado izquierdo 13.09% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>
16	0.51 mm a favor del lado derecho El valor tan bajo cercano a 0, nos habla acerca de falta de asimetría 1.21 % de asimetría <u>Esto es contrario al patrón de un diestro</u> Valores muy por debajo del promedio	0.76 mm a favor del lado derecho El valor tan bajo cercano a 0, nos habla acerca de falta de asimetría 4.43% de asimetría <u>Esto es contrario al patrón de un diestro</u> Valores muy por debajo del promedio	Sin datos	0.63 mm a favor del lado derecho El valor tan bajo cercano a 0, nos habla acerca de falta de asimetría 3.76% de asimetría <u>Esto es contrario al patrón de un diestro</u> values well below the average
17	2.95 mm a favor del lado derecho 6.96 % de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>	1.48 mm a favor del lado derecho 9.07% de asimetría <u>Esto se relaciona con el patrón de un diestro</u>	Sin datos	0.39 mm a favor del lado derecho. El valor tan bajo cercano a 0, nos habla acerca de falta de asimetría 2.42% de asimetría <u>Esto es contrario al patrón de un diestro</u> Valores muy por debajo del promedio

Tabla 8.6. Descripción de las petalias en cada individuo

Todas estas definiciones se han resumido en una nueva tabla para facilitar la observación final de las petalias.

Endocráneo	Frontal		occipital		Preferencia manual
	Anchura	Longitud	Anchura	Longitud	
4	+	-	-	+	No diestro
5	+	+	+	+	Diestro
6	-	-	+	+	No diestro
7	-	-	+	+	No diestro
9	-	+	+	+	Diestro
11	+	-	-----	+	Diestro
14	+	+	-	+	Diestro
16	-	-	-----	-	No diestro
17	+	+	-----	-	Diestro

Tabla 8.7. Resumen del resultado de las petalias.

Positivo: petalia asociada a diestro. Negativo: petalia asociada a no diestro

Asignación final de la preferencia manual en los endocráneos de La Sima de los Huesos a partir de los resultados de las petalias.

Se considera diestro si la mayoría de los signos se asocian con esa preferencia manual, aunque los individuos con resultados incompletos habrá que considerarlos con cierta precaución.

8.2.4.4. Material comparativo

En la literatura nos encontramos con la descripción de las petalias de varios fósiles a lo largo del registro. La asociación de los patrones de petalias, se hace en su mayoría a partir de la observación de las proyecciones en longitud de los distintos hemisferios. En algunos casos, se observa también la anchura, pero no es lo habitual.

Petalias FD-OI:

Saccopastore 1 (Bruner *et al.*, 2006; Bruner & Manzi. 2008); Reilingen (Dean *et al.*, 1998); Sambungmacan 3 (LeMay, 1976) en (Broadfield *et al.*, 2001); ZKD III (Wu *et al.*, 2009).

Holloway (1981) y Holloway *et al.*, (2004) definen un claro patrón de petalias FD y OI en los siguientes fósiles:

KGA-10-525 (ligera petalia), KNM-ER 23000, OH 5 , STS 5 (pequeña petalia), KNM-WT 13750, KNM-WT 17000, JI 1, KNM-ER 1805 (ligera petalia, casi simétricos), KNM-ER 1470, KNM-WT 15000, Ngandong 1, 6, 7, 14, Sangiran 2, Sangiran 17, Trinil 2, Amud, Teshik Tash, Brno III, Combe Capelle, Cro-Magnon, Dolni Vestonice III, Neandertal, Gibraltar I (dudoso), La Quina V, Les Cottés, Monte Circeo, Predmostí 4, 10, Spy I,II, La Ferrassie 1, Salé, Jebel Irhoud.

Petalias FD-OD:

Según Wu *et al.*, (2006), Hexian manifiesta un patrón de petalia de anchuras FD - OD, siguiendo el método de LeMay (1982).

Petalias FI-OD:

Holloway *et al.*, (2004) definen un claro patrón de petalias FI -OD en: Brno II, Le Moustier (distorsionado) y Predmostí 3.

Otros Patrones De Petalias.

Zhoukoudian: Vemos que los patrones de las petalias en los endocráneos de Zhoukoudian son variables, y el patrón que es mayoritario en humanos modernos no resulta ser el más común en este grupo fósil.

Wu *et al.*, (2009) describen los patrones de petalias de anchura.

ZKD III (FD- OI); ZKD V (FI- OD); ZKD X (FI- OD); ZKD XI (FI- OI) y ZKD XII (FI- OI).

En otros endocráneos del registro fósil no es posible ver ambas petalias, ya sea por distorsión del fósil, falta de material, mala reconstrucción...etc.

Petalia OI:

AL-333-45 (dudoso), OMO L338Y-6 (ligera petalia), SK 54, SK 859, SK 1585, KNM-ER 3733, KNM-ER 3883, OH 24 (ligera petalia), OH 9, Sangiran 4, 10, 12, La Chapelle-aux-Saints, Reilingen (Holloway *et al.*, 2004).

Petalia OD:

MLD 1 (ligera petalia), KNM-ER 1813 (ligera petalia, casi simétrico). Con OH 13 hay una discusión atendiendo a su patrón de petalias. Tobias (1991) dice que presenta una petalia OD, mientras que Holloway *et al.*, (2004) afirma que el patrón de este ejemplar depende de la orientación (Holloway *et al.*, 2004).

Petalia FI:

STW 505, Ngandong 13 (Holloway *et al.*, 2004). Nanjing 1, petalia frontal izquierda en anchura. (Wu *et al.*, 2011).

Petalia FD:

Aragó (Holloway *et al.*, 2004)

8.2.4.5. Comparación de las petalias de los endocráneos de La Sima de los Huesos con otros grupos humanos.

Resulta interesante destacar aquí los resultados de un reciente y extenso trabajo realizado por Balzeau *et al.*, (2012) donde analizan las petalias de un conjunto de grandes simios, fósiles humanos y humanos anatómicamente modernos.

En este trabajo obtienen los porcentajes de cada petalia en cada grupo, de manera aislada y combinada. Puesto que los resultados de las asimetrías del estudio de Balzeau *et al.*, (2012) se corresponden con las proyecciones antero-posteriores, sólo consideramos las petalias en longitud calculadas en los individuos de La Sima de los Huesos.

	Humanos anatómicamente modernos*	Fósiles humanos*	SH
Frontal derecha (FD)	59%	63%	55.55%
Frontal izquierda (FI)	41%	37%	44.44%
Occipital derecha (OD)	27%	42%	22.22%
Occipital izquierda (OI)	73%	58%	77.77%
FD-OD	15%	21%	22.22%
FD-OI	44%	42%	33.33%
FI-OI	29%	16%	44.44%
FI-OD	12%	21%	0%

Tabla 8.8. Porcentajes de las petalias y combinaciones observadas en un conjunto de Humanos anatómicamente modernos, fósiles humanos y en nuestro conjunto de La Sima de los Huesos. * Datos extraídos de Balzeau *et al.*, (2012)

Bear *et al.*, (1986) confirman también en su estudio sobre las asimetrías cerebrales que las proyecciones más comunes en poblaciones actuales se encuentran en los lóbulos frontal derecho y occipital izquierdo.

Como observamos en la Tabla 8.8. los porcentajes obtenidos para cada una de las petalias en el conjunto de La Sima de los Huesos, es muy similar a los resultados obtenidos para el conjunto de humanos anatómicamente modernos del trabajo de Balzeau *et al.*, (2012). Por tanto, hay similitudes en el desarrollo de las petalias en ambos grupos.

En cambio los porcentajes donde se observan las combinaciones en los patrones de petalias, difieren en La Sima de los Huesos de aquellos obtenidos para los dos grupos analizados en ese mismo trabajo, siendo el mayoritario el patrón FI-OI (que indicaría hemisferios izquierdos más alargados) y 0% para el patrón que se relaciona con zurdos en las poblaciones humanas modernas.

8.3. Área de Broca

8.3.1. Introducción y antecedentes

8.3.1.1. Descripción general

El **Área de Broca**, es una región neuroanatómica importante en la producción del lenguaje hablado (Foundas, 1998). Se localiza en la parte inferior de la tercera circunvolución frontal, y ocupa las áreas de Brodmann 44, 45 y 47.

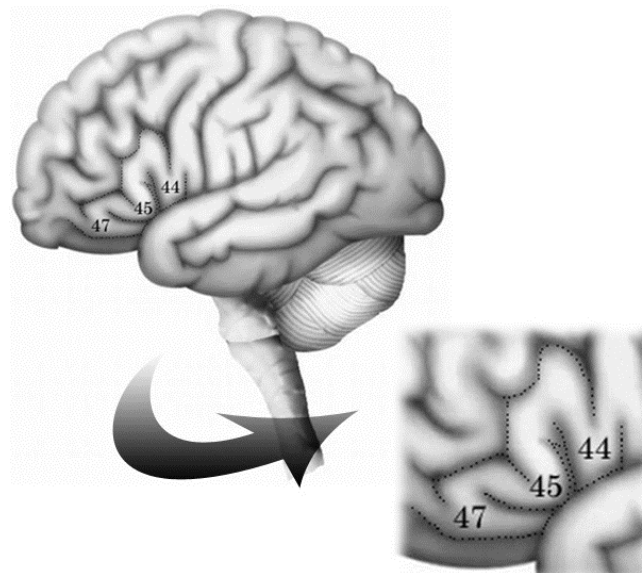


Figura 8.4. Localización y extensión del Área de Broca en un cerebro humano.

El área 44 se denomina *pars opercularis*, el 45 *pars triangularis* y el 47 *pars orbitalis*. Algunos autores sólo consideran como parte de Broca las áreas 44 y 45 (Aboitiz & Garcia, 1997; Foundas *et al.*, 1998; Amunts *et al.*, 1999; Binkofski *et al.*, 2000; Grodzinsky & Santi 2008) y otros incluyen la 47 (Wisco *et al.*, 2007; Sherwood *et al.*, 2003) aunque se considera que las áreas 44/45 son el núcleo de Broca (también llamado *Broca's Cap* o *capuchón de Broca*).

Hay que destacar que existe una asimetría significativa del *pars triangularis* (45) hacia el lado izquierdo tanto en diestros como en zurdos, aunque esta asimetría se ve reducida en los individuos zurdos, y que por el contrario, hay una asimetría izquierda del *pars opercularis* (44) en diestros y derecha en zurdos (Foundas *et al.*, 1998). Según los autores de estas conclusiones, el uso de las manos por tanto, se ve positivamente correlacionado con la asimetría sobre todo del *pars opercularis* o área 44 de Brodmann.

Estas tendencias divergentes de desarrollo de las áreas 44 y 45 derecha e izquierda, y que resultan en un incremento de la asimetría, comienzan aproximadamente a la edad de 4-5 años (Amunts *et al.*, 2003), por lo tanto son ya apreciables en todos los endocráneos de la colección de La Sima de los Huesos que aquí estamos considerando.

La superficie endocraneal de los huesos frontales de los ejemplares de La Sima de los Huesos, fueron ya descritos previamente en Arsuaga *et al.*, (1997b) centrando su atención en las circunvoluciones frontales del cerebro claramente marcadas. Concluyen que en particular, el área de Broca, es muy diferente de las otras dos circunvoluciones.

8.3.2. Métodos

8.3.2.1. Localización y representación del Área de Broca en la colección de La Sima de los Huesos

Mostramos a continuación la marca del Área de Broca en los ejemplares de La Sima de los Huesos en los que ha sido posible, localizando la morfología de lo que se han considerado las tres Áreas de Brodmann previamente definidas (44, 45 y 47). Ver figura 8.5.

Para ver en mayor tamaño y con más detalle ir a Anexos Capítulo 8.

8.3.3. Material

8.3.3.1. En La Sima de los Huesos

Los endocráneos 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16 y 17 conservan el área de Broca ya sea en uno o en ambos lados.

8.3.3.2. Material comparativo

Se exponen las descripciones del área de broca que encontramos en la bibliografía.

8.3.4. Resultados y discusión

8.3.4.1. El área de Broca en los endocráneos de La Sima de los Huesos

La región orbital de Broca, (área 47 de Brodmann) se localiza por delante del polo temporal en los endocráneos 3, 4, 5, 6, 9, 10, 13, 14 , 15, 16 y 17.

Posiblemente en el 12 sucede lo mismo, pero no podemos confirmarlo al estar incompleto en esa región. De manera excepcional, los individuos 7 y 11 podrían salirse de esta norma, por una disposición bastante posterior del área 47 de Brodmann. Pero el lóbulo temporal parece proyectarse inferiormente, no frontalmente.

Por lo tanto, el área 47 (Orbitalis) se mantiene en casi todos los individuos de La Sima de los Huesos por delante del lóbulo temporal, de la misma forma que sucede en otros ejemplares del Pleistoceno medio. Esta región (área 47 de Brodmann), se localiza sobre el polo temporal en grupos de humanos modernos, debido al proceso de acortamiento y globularización del cerebro.

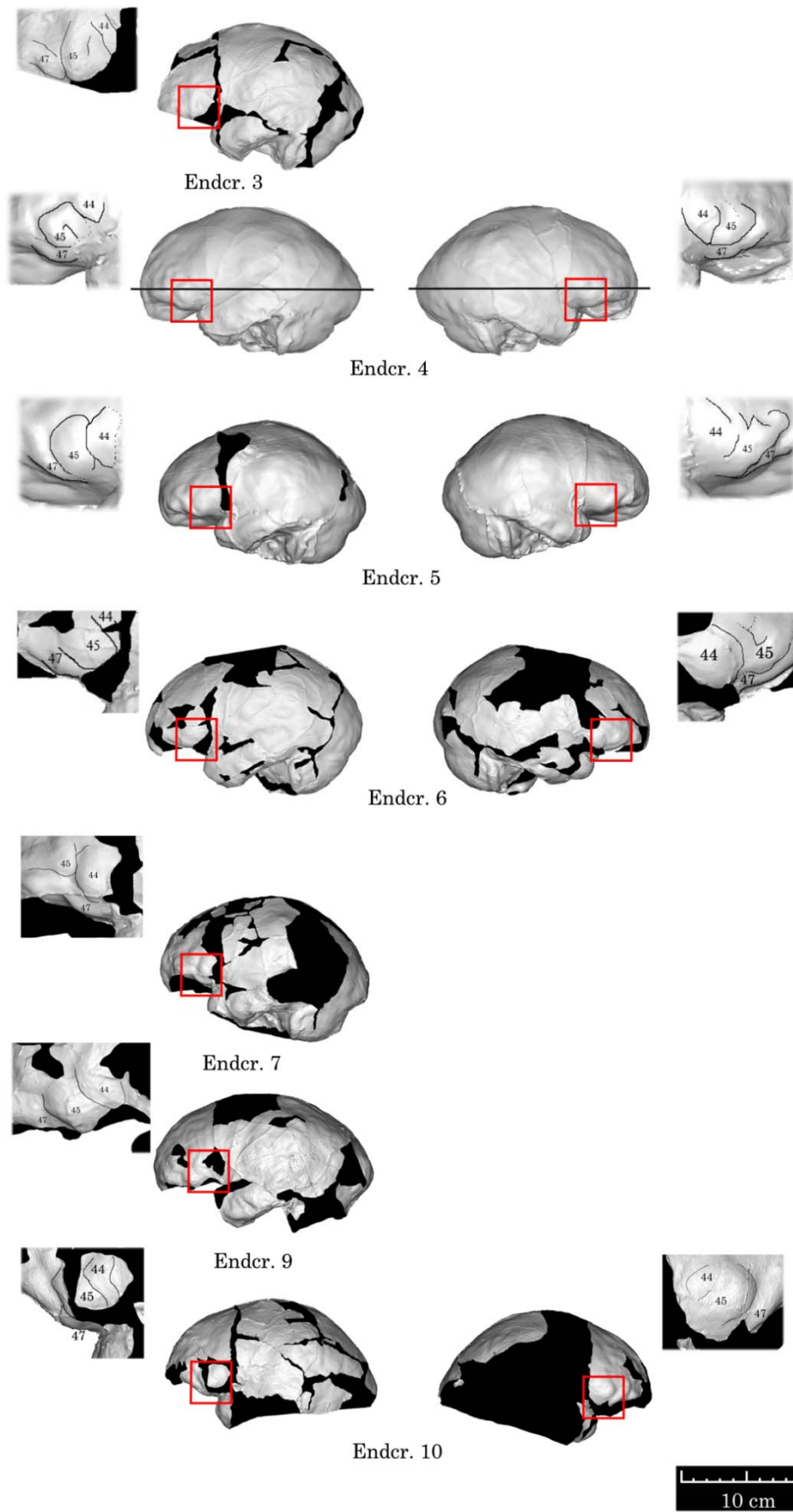


Figura 8.5. Localización y extensión del Área de Broca en los endocráneos de La Sima de los Huesos.

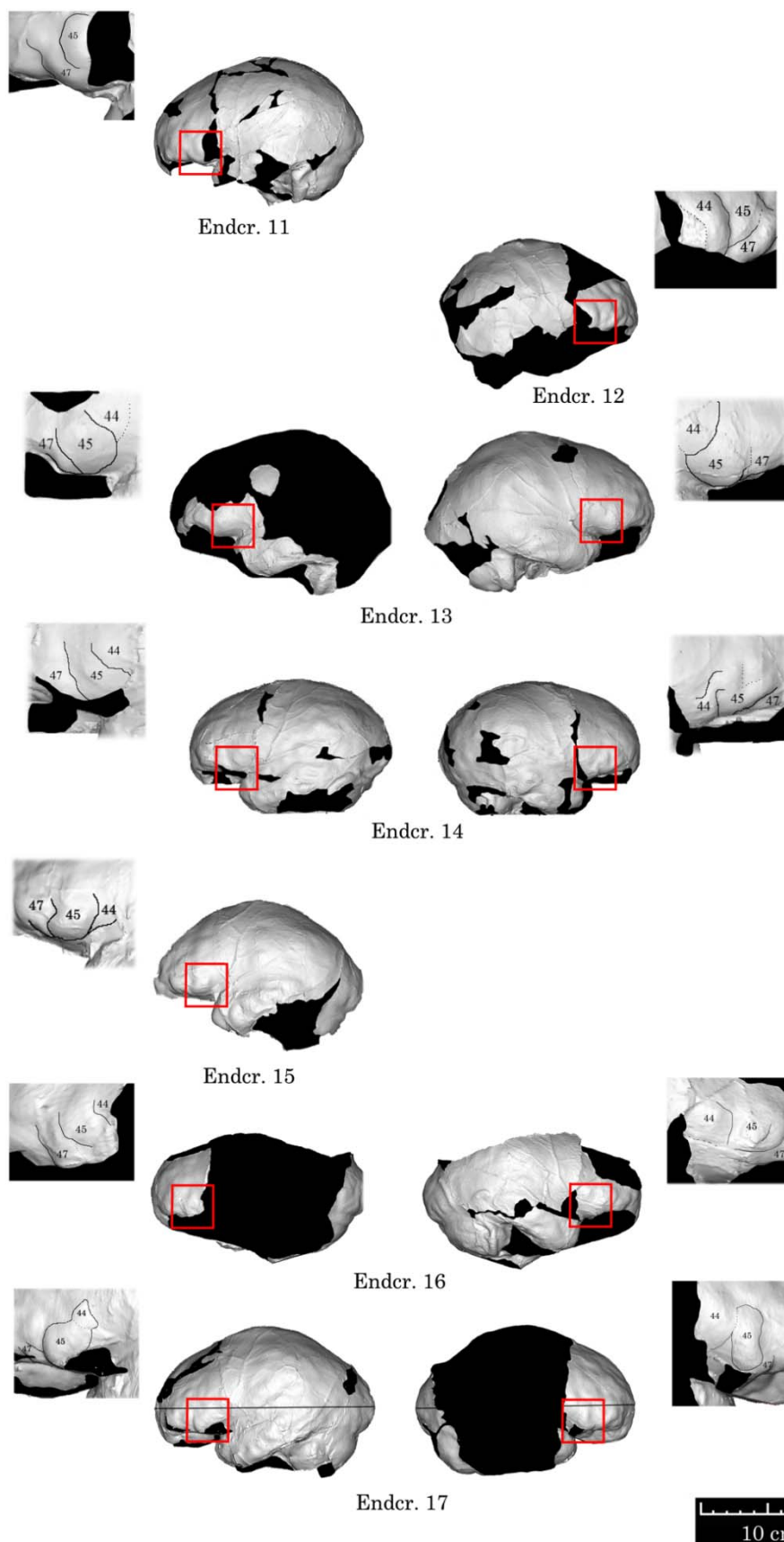


Figura 8.5. (continuación) Localización y extensión del Área de Broca en los endocráneos de La Sima de los Huesos..

8.3.4.1.1. Relación del área de Broca con la lateralidad manual en los endocráneos de La Sima de los Huesos

Knecht *et al.*, (2000), afirman que el grado de destreza manual está relacionado linealmente y de forma altamente significativa con el lado de la dominancia del lenguaje (lado de mayor desarrollo del Área de Broca), aunque otros autores identifican que las funciones del lenguaje y las asociadas a la destreza manual no tienen por qué manifestarse en el mismo hemisferio y por lo tanto no parece que estén tan estrechamente relacionadas (Holloway & de la Coste-Laremondie, 1982).

En este sentido, volvemos a tener en cuenta la observación de Foundas *et al.*, (1998) donde identifican una asimetría izquierda del pars opercularis (Área de Brodmann 44) en diestros, y una asimetría derecha del mismo en zurdos. Ellos calculan el volumen de estas regiones a partir de MRI (imagen de resonancia magnética) de las capas más superficiales del córtex. Nosotros apreciamos su mayor o menor desarrollo y proyección en la superficie, comparando entre los mismos individuos de la colección.

Por tanto y según Foundas *et al.*, (1998):

Área de Brodmann 45 está muy desarrollada en el lado izquierdo en diestros y zurdos.

Área de Brodmann 44 está más desarrollada en el lado izquierdo en diestros, y en el lado derecho en zurdos.

Una vez que se han delimitado las tres regiones del área de Broca, es fácil comparar el desarrollo del área 44 en los dos hemisferios, y concluir dónde es mayor.

En los individuos 3, 11 y 15, sólo contamos con el lado izquierdo. Si fueran diestros, el área 44 debería mostrar un gran desarrollo en este hemisferio izquierdo, pero en estos casos, o no se tiene o se aprecia un área bastante reducida. A falta de poder confirmar que el área 44 fuera grande en el lado derecho para concluir que sean zurdos, diremos que “no están claramente lateralizados hacia una preferencia manual diestra”, con la posibilidad de otro tipo de lateralidad (ambidextría o lateralización bilateral).

Los individuos 7 y 9 sólo tienen el lado izquierdo también, pero en este caso el área 44 presenta un gran desarrollo en este lado si lo comparamos con otros individuos, lo que nos podría estar indicando una lateralidad diestra.

En el individuo 12, solo tenemos el lado derecho, y en este caso el área 44 aparece bien desarrollada si lo comparamos con otros individuos, por tanto, nos podría estar indicando una preferencia manual zurda.

Endocráneo	Lado Derecho	Lado Izquierdo	Lateralidad asignada
3		45 grande 44 pequeño-- no diestro	no diestro
4	45 pequeño 44 grande -- zurdo	45 grande 44 pequeño-- no diestro	no diestro
5	45 grande 44 pequeño	45 grande 44 grande – diestro	diestro
6	45 pequeño 44 grande -- zurdo	45 grande 44 pequeño-- no diestro	no diestro
7		45 pequeño 44 grande-- diestro	diestro
9		45 pequeño 44 grande-- diestro	diestro
10	45 grande 44 pequeño	45 grande 44 grande – diestro	diestro
12	45 pequeño 44 grande -- zurdo		no diestro
13	45 grande 44 grande-- zurdo	45 grande 44 pequeño-- no diestro	no diestro
14	45 grande 44 pequeño	45 grande 44 grande—diestro	diestro
15		45 grande 44 pequeño—no diestro	no diestro
16	45 grande 44 grande – zurdo	45 grande 44 pequeño-- no diestro	no diestro
17	45 grande 44 grande – zurdo	45 grande 44 pequeño-- no diestro	no diestro

Tabla 8.9. Observaciones del pars triangularis (45 Brodmann) y opercularis (44 Brodmann) en los individuos de La Sima de los Huesos. Asignación de la lateralidad manual según los resultados del Área de Broca.

8.3.4.2. El área de Broca en otros fósiles

En la bibliografía encontramos pocas descripciones del área de Broca en otros fósiles. Aquí mostramos algunas de ellas:

En Sambungmacan 3, como en muchos otros endocráneos Indonesios el saliente de Broca está bien desarrollado en ambos lados, pero es ligeramente más grande en el lado izquierdo que en el derecho (Holloway 1980, 1981). El saliente derecho muestra mayor protrusión lateralmente que el izquierdo, sin embargo el izquierdo es ligeramente más grande que el derecho (Broadfield *et al.*, 2001).

Sts 5 de Sterkfontein, tiene un saliente de Broca izquierdo más grande que el derecho, como es el caso de muchos otros ejemplares, como Jebel Irhoud 1, Kabwe, KNM-ER 1470, 1813, 3733, 3883, KNM-WT 15000, Ngandong 6, 14, Sambungmacan 3, Sangiran 2, 10, 17, Trinil 2, Amud, Teshik-Tash, Neandertal o La Quina 5. Algunos ejemplares muestran justo la situación opuesta e inusual, como La Ferrassie 1, donde el saliente derecho es mayor que el izquierdo (Holloway *et al.*, 2004).

La región de Broca en Bodo es grande y con protrusión lateral en ambos lados, y se hace difícil asignar una asimetría, debido a la distorsión en el endocráneo. Algo parecido sucede en KNM-ER 1805 y Aragón, donde ambas regiones de Broca muestran protrusión lateral. Puede ser posible que suceda lo mismo en Cro-Magnon III, donde el saliente de Broca izquierdo está destruido, pero el lado derecho conservado resulta ser grande. La Chapelle-Aux-Saints tiene la región de Broca izquierda dañada también, y los autores consideran que la región derecha es mayor que la izquierda (Holloway *et al.*, 2004).

En Hexián, el área del giro frontal inferior es ligeramente mayor y más prominente en el lado izquierdo que en el derecho (Wu *et al.*, 2006).

En Saccopastore 1, el tracto proximal de la tercera circunvolución frontal, está más delineada en el hemisferio izquierdo (Bruner *et al.*, 2006; Bruner & Manzi 2008).

La población de Zhoukoudian, muestra el área del giro frontal inferior ligeramente mayor, y más prominente en el lado izquierdo en todos los endocráneos fósiles (Wu *et al.*, 2009; 2010).

Además de la mayor prominencia en un lado u otro del saliente de Broca (Cap de Broca o área 45 de Brodmann), dentro del Área de Broca la región orbital (área 47 de Brodmann) puede localizarse por delante o sobre el polo temporal.

La región frontal forma un punto saliente por delante de la región más anterior del polo temporal en algunos individuos de la población asiática de Zhoukoudian (Wu *et al.*, 2009).

Así mismo sucede como ya hemos visto en la colección de La Sima de los Huesos y es similar en otros ejemplares del Pleistoceno medio, pero ligeramente anterior a lo que sucede en las poblaciones humanas modernas, donde esta área frontal, se localiza sobre el polo temporal. Este hecho puede deberse al acortamiento del lóbulo frontal que se da en los humanos modernos.

En la mayor parte de los fósiles revisados a partir de la bibliografía, se concluye que el saliente o “Cap de Broca” (área 45 de Brodmann), es más prominente en el lado izquierdo. De la misma forma se ha observado en la colección de La Sima de los Huesos. Vemos que es algo generalizado, el hecho de que el área de Broca se vea ya bien definida y lateralizada en el lado izquierdo del cerebro en la mayoría de las especies humanas fósiles

8.4. Lateralidad manual en los individuos de La Sima de los Huesos.

8.4.1. Introducción y antecedentes

La lateralidad cerebral y su relación con la destreza manual es un tema que resulta de interés tanto para paleoantropólogos como para arqueólogos, ya que puede proporcionar información acerca del comportamiento y hábitos de los grupos humanos fósiles.

Una de las formas más utilizadas para examinar la lateralidad manual en especies fósiles es el análisis de las estrías labiales en la dentición anterior, ya que la boca se ha utilizado durante mucho tiempo como una tercera mano en los neandertales y otros homínidos fósiles (Lalueza-Fox & Frayer, 1997; Frayer *et al.*, 2010, Bruner & Lozano, 2014.).

Las estrías en la dentición anterior muestran un patrón de orientación repetido, y entonces se puede inferir la preferencia de uso de una mano sobre otra por parte del individuo, porque se supone que las estrías labiales son producidas por el propio individuo usando una herramienta lítica (Lozano *et al.*, 2009; Frayer *et al.* 2011; Estalrriich & Rosas 2013).

Las estrías en la dentición anterior en neandertales y otros grupos humanos fósiles, como los homínidos de La Sima de los Huesos, han sido ampliamente estudiadas y los resultados han mostrado un patrón predominante que indicaría que la mayoría han sido realizadas por diestros (Bermúdez de Castro *et al.*, 1988; Lozano *et al.*, 2004, 2008, 2009; Frayer *et al.*, 2010, 2011; Estalrriich & Rosas 2013).

Sin embargo, la lateralidad se puede inferir también utilizando otra fuente de información que son algunas asimetrías cerebrales (lateralización cerebral) como las petalias y el área de Broca, anteriormente descritas y analizadas.

El análisis de las asimetrías cerebrales en los endocráneos de los individuos de La Sima de los Huesos, permite obtener información valiosa sobre la lateralidad cerebral y en relación, el posible uso o preferencia manual en cada individuo, asumiendo que tienen un comportamiento similar a los humanos actuales.

De esta forma, constataremos con varios estudios (cerebral y dental) la lateralidad manual en estos individuos fósiles del Pleistoceno medio, considerados en la base evolutiva de los neandertales (Arsuaga *et al.*, 2014).

8.4.1.1. Asignación de la lateralidad manual en base al estudio de las estrías vestibulares en la dentición anterior

El análisis de la lateralidad manual en los individuos de La Sima de los Huesos, ha sido objeto de estudio por parte de otros investigadores del Equipo de Investigación de Atapuerca (EIA), como la Dra. Marina Lozano.

El estudio del microdesgaste en la dentición anterior de los homínidos del yacimiento de La Sima de los Huesos, ha dado resultados a este respecto en varios trabajos que han sido publicados por esta autora (Lozano, 2000, 2001, 2005, 2012; Lozano *et al.*, 2004, 2008, 2009)

Las conclusiones más importantes de estos trabajos se centran en la orientación predominante de las estrías, que son las marcas dejadas sobre la superficie dental por diversas herramientas, cuando la dentición es usada como “tercera mano” en distintas actividades como la preparación de útiles y alimentos, es decir, los individuos de La Sima de los Huesos sujetarían algún tipo de material entre sus incisivos y caninos para cortarlo con una lasca tan cerca de la boca que podrían producirse estas lesiones en forma de estrías en el esmalte (Lozano, 2000).

En estos trabajos se obtiene como resultado que la orientación mayoritaria de estas estrías halladas en la dentición de los homínidos de La Sima de los Huesos (16 de 21 individuos), es hacia la derecha **OD** (oblicua derecha). Experimentación realizada por individuos modernos diestros dejan marcas en su dentición anterior con la misma orientación OD. De esta forma se llega a la conclusión de que estamos frente a una población (el conjunto de La Sima de los Huesos) en su mayoría diestra. La siguiente orientación más importante es vertical **V** (4 de 21 individuos), pero los experimentos realizados por la Dra. Lozano obtuvieron un pequeño porcentaje de este tipo de estriación **V** tanto en diestros como en zurdos, por lo tanto no es deducible la preferencia manual de estos individuos a partir de estas marcas.

8.4.2. Material y Métodos

8.4.2. 1. Asignación de la lateralidad manual en base a las asimetrías cerebrales (lateralidad cerebral)

En los puntos anteriores 8.2.3.3. y 8.3.2.1. se ha analizado la relación de las petalias y el desarrollo del área de Broca con la lateralidad manual en los endocráneos de La Sima de los Huesos. Así mismo, se ha asignado una lateralidad manual a cada individuo en base a los resultados obtenidos.

Unificando ambos resultados, delimitamos con mayor seguridad la asignación de la preferencia manual que indican las asimetrías cerebrales en los endocráneos de interés.

8.4.2.2. Asociación individuos craneales (cerebrales) con individuos dentales y su consecuencia para el estudio de la lateralidad.

Gracias al esfuerzo, trabajo y dedicación de los investigadores y restauradores que trabajan con el material craneal y dental de este yacimiento, se han podido asociar algunos de los individuos determinados por la dentición, con algunos individuos craneales cuyos endocráneos han sido estudiados en la presente tesis (ver Arsuaga *et al.*, 2014).

De esta forma, es posible comparar el patrón dominante que se observa en las estrías vestibulares de la dentición anterior con la preferencia manual asignada en el análisis de las asimetrías de los endocráneos correspondientes.

Individuo craneal	Preferencia manual	Individuo dental	Edad estimada (años)	Nº estrías V/H/D/I	Orientación dominante
5	Diestro	XXI	+35	4 / 1 / 3 / 2	V
6	No diestro	XX	12.5-14.5	9 / 1 / 30 / 0	OD
9	Diestro	XVI	12.5-14.5	12 / 0 / 22 / 0	OD
10	Posible diestro	XXVI	Adolescente tardío	0 / 1 / 9 / 0	OD
15	Posible no diestro	V	+35	1 / 0 / 5 / 2	OD
16	No diestro	XXIII	14-16	14 / 1 / 0 / 3	V

Tabla 8.10. Asociación de individuos craneales (endocraneales) con individuos dentales de La Sima de los Huesos, realizada por el equipo del Centro Mixto UCM-ISCIH de Investigación sobre Evolución y Comportamiento Humanos (Madrid) y el grupo de estudios dentales del CENIEH (Burgos). Estrías y orientación predominante: Lozano *et al.*, (2009); Lozano (2012) y Lozano (comunicación personal). V, vertical; H, horizontal; D, derecha; I, izquierda.

“El mayor número de estrías vestibulares se ha observado en los incisivos y en particular, en los incisivos centrales superiores. En aquellos dientes pertenecientes a individuos jóvenes (entre los 9 y los 16 años de edad) las estrías están situadas en los tercios incisal y central. A medida que aumenta la edad del individuo encontramos un mayor número de estrías superpuestas unas con otras y más extendidas por toda la superficie vestibular.

Con el tiempo, las coronas de los dientes se van desgastando a causa del estrés funcional al que son sometidas (Bermúdez de Castro et al., 2003b)” en Lozano-Ruiz, (2005) Tesis doctoral.

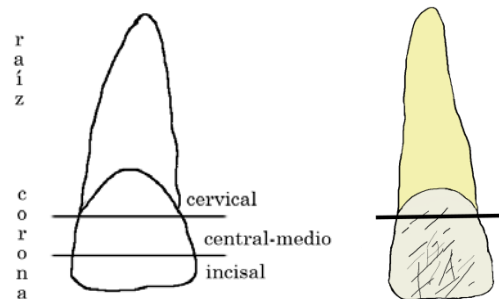


Figura 8.6. Partes del incisivo central superior, con la representación de la superficie donde se localizan las estrías vestibulares.

En la adolescencia la corona dental está completamente desarrollada, y el uso de la boca como tercera mano para una variedad de actividades deja una gran cantidad de marcas en la superficie de la dentición anterior.

Los adolescentes de La Sima de los Huesos, muestran un elevado número de estas estriaciones. Es el caso de los individuos craneales 6, 9, 10 y 16. Pero en los individuos adultos (>35 años) la corona dental está desgastada por el estrés funcional sufrido a lo largo de su vida, y por lo tanto la mayoría de las estrías se han perdido. Por esta razón los individuos adultos, cráneos 5 y 15 no serán incluidos en la siguiente fase de estudio.

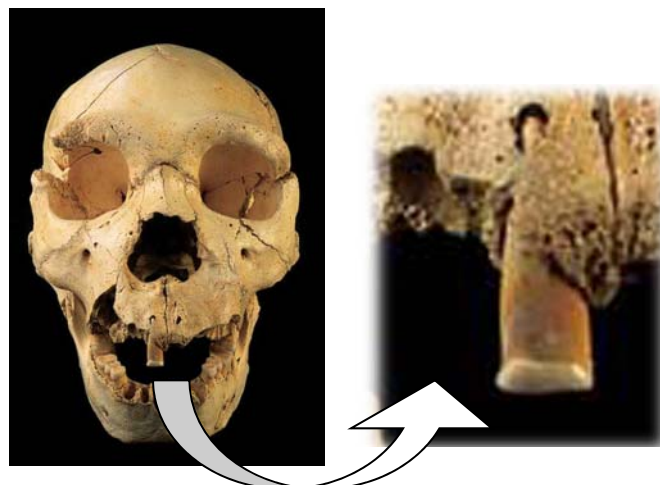


Figura 8.7. Grado del desgaste en el incisivo central del Cráneo 5. (Fotografía Javier Trueba, Madrid Scientific Films)

8.4.3. Resultados y discusión

8.4.3.1. Asignación de la lateralidad manual en base a las asimetrías cerebrales (lateralidad cerebral)

Endocráneo	Asignación por petalias	Asignación por área de Broca	Asignación definitiva
3		no diestro	Posible no diestro
4	no diestro	no diestro	No diestro
5	diestro	diestro	Diestro
6	no diestro	no diestro	No diestro
7	no diestro	diestro	Indeterminada
9	diestro	diestro	Diestro
10		diestro	Posible diestro
11	diestro		Posible diestro
12		no diestro	Posible no diestro
13		no diestro	Posible no diestro
14	diestro	diestro	Diestro
15		no diestro	Posible no diestro
16	no diestro	no diestro	No diestro
17	diestro	no diestro	Indeterminada

Tabla 8.11. Unificación de los resultados de la preferencia manual a partir del análisis de las petalias y del área de Broca y asignación definitiva de la preferencia manual en los individuos de La Sima de los Huesos.

La coincidencia en el resultado en ambos estudios nos da una asignación con mayor seguridad diestro o no diestro. Cuando nos falta uno de los datos (ya sea petalia o área de Broca), no podemos dar por segura dicha asignación, puesto que no se ve reforzada, por ello hablaremos de posible destreza manual diestra o no diestra, según el único resultado que tengamos. Finalmente, cuando tenemos los dos resultados y ambos son contradictorios, resulta imposible asignar una preferencia manual, y por ello se ha definido como indeterminada.

Esta variabilidad, que no permite encajar a algunos individuos en un patrón claramente diestro o no diestro, podría estar manifestando algún otro tipo de lateralidad, como la “lateralización bilateral” que presentaría un menor grado de lateralización, y que indica que la dominancia del control manual y la dominancia del lenguaje, recaen en hemisferios diferentes (Knecht *et al.*, 2000).

Incluso, podría estar de alguna manera relacionado con lo que actualmente se conoce como **patología de lateralización o contrariedad lateral**, y que incluye varias tipologías de trastorno (Valenzuela Martínez, 2009):

1. **el zurdo contrariado**: se trata de personas que de niños tenían un campo siniestro (zurdo) y fueron obligados a pasar a diestro.
2. **el pseudo-zurdo**: es como el caso anterior pero realizado por imitación. Se presenta en los primeros años, cuando no está clara la dominancia para el sujeto y se ve influenciado por la mayoría de sus compañeros (diestros) ejecutando todo tipo de actividades, lo cual provoca una contrariedad.
3. **lateralización heterogénea o cruzada**: por ejemplo alguien que es diestro de mano (escribe con la derecha) y siniestro con el pie dinámico.
4. **los ambidiestros**: son personas que utilizan ambas manos para funciones que normalmente se realizan con la mano dominante.

Atendiendo a lo que dicen Springer & Deutsch (1989), hay varios grados de destreza manual en los humanos, no es una dimensión de todo o nada, y los límites entre los grupos o categorías a definir, los debemos situar de manera arbitraria.

El problema que nos encontramos con los fósiles, es que no pueden responder a un listado de tareas asociadas con el uso de la mano, a diferencia de los estudios que se realizan sobre poblaciones modernas donde se hace el Test de dominancia lateral de A.J.Harris y otros test relacionados. Por ello nos encontramos limitados a la hora de poder usar solamente dos categorías, diestro o no diestro, ya que no podemos confirmar que sea zurdo o ambidiestro debido al menor grado de asimetrías que se presentan en ambas condiciones.

En la siguiente tabla presentamos a los endocráneos organizados por bloques según la preferencia manual que se haya asignado definitivamente.

Preferencia manual diestra	Endocráneo 5
	Endocráneo 9
	Endocráneo 14
Preferencia manual no diestra	Endocráneo 4
	Endocráneo 6
	Endocráneo 16
Preferencia manual indeterminada	Endocráneo 7
	Endocráneo 17
Posible Preferencia manual diestra	Endocráneo 10
	Endocráneo 11
Posible Preferencia manual no diestra	Endocráneo 3
	Endocráneo 12
	Endocráneo 13
	Endocráneo 15

Tabla 8.12. Agrupación de los endocráneos por la preferencia manual asignada a partir del análisis de las asimetrías cerebrales.

8.4.3.2. Asociación individuos craneales (cerebrales) con individuos dentales y su consecuencia para el estudio de la lateralidad.

El cráneo / endocráneo 10 ha resultado tener una posible preferencia manual diestra. El individuo dental asociado es XXVI con 9 de 10 estrías en dirección oblicua derecha y 0 hacia la izquierda. En este caso, ambos resultados son coincidentes con un posible uso de la mano derecha.

El cráneo / endocráneo 16 ha resultado tener una preferencia manual no diestra. El individuo dental asociado es XXIII con 0 estrías en dirección oblicua derecha y 3 hacia la izquierda. En este caso, ambos resultados son coincidentes en un posible no uso de la mano derecha.

El cráneo / endocráneo 9 ha resultado tener una preferencia manual diestra. El individuo dental asociado es XVI con 22 estrías* en dirección oblicua derecha y 0 hacia la izquierda. En este caso, ambos resultados son coincidentes con un posible uso de la mano derecha.

* 19 de las 22 estrías se localizan en la dentición superior, y corresponden con I1 sup. dcha, I1 sup. izqd, I2 sup. dcha, I2 sup. izqd.

Por último, el cráneo / endocráneo 6 ha resultado tener una preferencia manual no diestra. El individuo dental asociado es XX con 30 estrías* en dirección oblicua derecha (más que cualquier otro diestro) y 0 en el de la izquierda. En este caso, ambos resultados no son coincidentes y se hace necesario buscar una explicación.

* 28 de las 30 marcas se sitúan en la dentición superior, y corresponden con I1 sup. dcha, I1 sup. izqd, I2 sup. dcha, I2 sup. izqd.

8.4.3.3. Un caso especial de lateralidad manual, el individuo craneal/endocraneal 6.

Como acabamos de ver en el punto anterior, en este individuo encontramos una contrariedad entre la asignación de la destreza manual por las asimetrías cerebrales (resultados coincidentes en petalias y área de Broca), y el uso real de la mano que dejó marcas en su dentición anterior.

Las asimetrías cerebrales indican una lateralidad relacionada con una preferencia manual no diestra. Pero el patrón de estrías dentales indica una orientación dominante oblicua derecha, lo que se correspondería con el uso de una mano derecha.

Este individuo utilizó su mano derecha para realizar ciertas actividades que manipulando herramientas líticas, le dejaron muchas marcas en su dentición anterior. Además muestra una mayor cantidad de marcas sobre la misma dentición que el otro individuo diestro de su misma edad, el cráneo 9, lo que podría implicar una mayor torpeza en la manipulación de las herramientas, y el uso de una mano cuya destreza no sería la natural.

Recordamos que el resultado de sus asimetrías cerebrales nos indica una preferencia manual no diestra, y ésta estaría relacionada con individuos zurdos y ambidiestros.

Por lo tanto, una primera posibilidad sería considerar ambidiestro al individuo craneal 6, con baja precisión en su mano derecha para las tareas en las que utilizó su boca como tercera mano.

Pero además de esta idea, se hace necesario tener en cuenta la otra posibilidad: la destreza manual zurda. Si este fuera el caso es necesario hacerse la siguiente pregunta:

¿Por qué usó el individuo craneal 6 su mano derecha, no siendo la preferencia manual natural que nos indican sus asimetrías cerebrales?

Atendiendo a esta posibilidad, una primera respuesta sería considerar algún problema físico o bloqueo en su mano no diestra que le obligaría a usar su mano derecha (no hábil). Quizá futuros estudios sobre restos postcraneales puedan confirmar esto, pero en este momento no lo sabemos a ese nivel. Lo que sí sabemos es que usó su mano derecha. Por tanto si fuera así, esta hipótesis estaría apoyando estudios previos sobre la colección de restos humanos de La Sima de los Huesos, acerca del cuidado y apoyo a individuos enfermos o patológicos dentro del grupo (Gracia *et al.*, 2009; Bonmatí *et al.*, 2010).

En cambio, si no existiera tal problema físico, habría que sugerir un aprendizaje por imitación (observación de los movimientos y acciones de individuos diestros dentro del grupo, y repetición de los mismos por parte del individuo no diestro). Como tenemos al menos 1 individuo no diestro con 0 estrías hacia la derecha (cráneo/endocráneo 16), se hace necesario considerar diferentes formas asociadas al desarrollo y enseñanza de las actividades habituales en el grupo, o incluso una separación de tareas entre los individuos, como ya ha venido siendo tratado en estudios sobre neandertales que confirman una separación de tareas por sexos (Estalrriich & Rosas, 2015).

En algunos individuos, la orientación vertical de las estrías en la dentición superior tiene tanta e incluso supera la presencia de la orientación oblicua derecha. Las estrías verticales pudieron ser hechas con ambas manos, como lo demuestran los experimentos realizados por la Dra. Lozano-Ruiz (2012) con diestros y zurdos. O podríamos relacionarlas con la realización de otras actividades, como el raspado de pieles, lo que estaría confirmando una separación de tareas en el grupo.

“El raspado de pieles se lleva a cabo sujetando una herramienta de sílex con la mano, y deslizándola por la piel en dirección ascendente. La piel se tensa con la dentición anterior y con la otra mano (Lozano-Ruiz, 2005)”



Figura 8.8. Homínido curtiendo pieles. Fuente: Google

8.4.3.4. Consideraciones generales

Como vemos en nuestros resultados, 5 de 14 individuos muestran lateralidad cerebral asociada a preferencia manual diestra o posible preferencia manual diestra, y 7 de 14 individuos muestran lateralidad cerebral asociada a preferencia manual no diestra o posible preferencia manual no diestra.

Dos de ellos los hemos considerado con preferencia manual indeterminada, aunque podría aumentar el número si las petalias que nos faltan por calcular fueran contrarias al resultado obtenido por las áreas que forman la región de Broca.

Llevados estos resultados a porcentajes, obtendríamos 41,7% (5 de 12) para el conjunto de diestros, y 58,3 (7 de 12) para el conjunto de no diestros. Habría por tanto un número proporcionalidad de diestros/zurdos en La Sima de los Huesos (4/6) que difiere mucho de la proporción dada para grupos humanos modernos (9/1). Esto representa un menor grado de lateralización del cerebro en el conjunto de La Sima de los Huesos o al menos, un diferente grado de lateralización que los grupos humanos modernos.

Teniendo esto presente podríamos considerar que este grupo de homínidos como conjunto, parecen **no tener una lateralidad cerebral claramente definida** como en los humanos modernos, a pesar de que sí presenta una preferencia manual derecha (visto por la orientación de las estrías en la dentición anterior), como también muestran algunos grupos neandertales como Krapina (Bax & Ungar, 1999 en Lozano-Ruiz, 2005).

Los resultados de los estudios sobre la dentición indican que la mayoría de las marcas están realizadas con la mano derecha, pero los cerebros de una gran parte de los individuos analizados no indican una lateralidad cerebral asociada a preferencia manual diestra.

Por lo tanto vemos que no hay una relación tan fuerte entre la lateralidad expresada en el cerebro y el verdadero uso de la mano, como ya expresaban Holloway & de la Coste-Laremondie, (1982): no hay una “relación obligatoria entre la destreza manual y la lateralización del cerebro”.

8.4.4. Conclusiones

Muchos de los rasgos que caracterizan las asimetrías cerebrales en poblaciones humanas actuales aparecen también en el conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos. Estos son que las diferencias entre las proyecciones de anchura son mayores que las diferencias entre las proyecciones de longitud, que las diferencias son mayores en los lóbulos occipitales que en los lóbulos frontales y que el hemisferio izquierdo es generalmente más largo que el derecho.

También el porcentaje de cada patrón de petalias calculado en La Sima de los Huesos coincide con las calculadas en los humanos anatómicamente modernos.

Por lo tanto podemos decir que el patrón de desarrollo de las petalias ya era como el actual hace 430 000 años.

La combinación de petalias muestra algunas diferencias entre grupos humanos, y los patrones mayoritario y minoritario en La Sima de los Huesos no coinciden con aquellos calculados en humanos anatómicamente modernos ni en un conjunto de fósiles humanos. Podemos por lo tanto hablar de un patrón de combinación de petalias diferente o exclusivo en este grupo fósil humano (La Sima de los Huesos).

El área 45 de Brodmann es más prominente en el lado izquierdo del endocráneo en la mayoría de los fósiles humanos, incluidos los endocráneos de la colección de La Sima de los Huesos. Es generalizado el hecho de que el área de Broca se vea ya bien definida y lateralizada en el lado izquierdo del cerebro en la mayoría de las especies humanas fósiles.

El área 47 de Brodmann se localiza por delante del polo temporal en la mayoría de los endocráneos de La Sima de los Huesos, de la misma forma que sucede en la mayoría de ejemplares del Pleistoceno medio. No sucede así en humanos modernos donde se localiza sobre el polo temporal debido seguramente al proceso de acortamiento y globularización del cerebro.

De acuerdo a la preferencia manual asignada al conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos según sus asimetrías, cabría la posibilidad de un elevado número de individuos no diestros en el grupo, con una combinación de diestros/no diestros más equitativa que en los humanos actuales (4/6 en La Sima de los Huesos frente a 9/1 en humanos actuales).

El conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos presenta un menor grado de lateralización del cerebro o al menos, un grado diferente de lateralización que los grupos de humanos modernos. Consideramos entonces que este grupo de homínidos como conjunto, no tiene una lateralidad cerebral claramente definida.

En el conjunto de La Sima de los Huesos, no hay una relación tan fuerte entre la lateralidad expresada en el cerebro y el verdadero uso de la mano, confirmando que no hay una relación obligatoria entre la destreza manual y la lateralización del cerebro.

La asignación de la preferencia manual en base a las asimetrías cerebrales, ha sido confirmada por los resultados de los análisis dentales (estrías labiales) en 3 de los 4 individuos donde han podido combinarse ambos resultados.

El caso especial del individuo 6 apoyaría la hipótesis previa que introduce la idea del cuidado y apoyo a individuos con patologías o menos capacitados dentro del grupo.

La ambidextría podría estar ya presente en las poblaciones fósiles.

El aprendizaje por imitación podría ser el responsable de las discrepancias entre la preferencia manual asignada a partir de las asimetrías cerebrales y el verdadero uso de la mano.

La variedad de las relaciones entre la preferencia manual y uso verdadero de las manos obtenidos en este estudio, nos lleva a considerar diferentes posibilidades asociadas con el desarrollo y la enseñanza de las actividades diarias en este grupo humano fósil, e incluso podría considerarse ya la separación de tareas, lo que sería un reflejo de la organización social de este grupo.

Por último, el estudio de la lateralización cerebral (a partir de las asimetrías cerebrales) se hace necesario como complemento al estudio de las estriaciones vestibulares en la dentición anterior para el análisis en profundidad de la destreza manual en poblaciones humanas fósiles.

Conclusiones

Capítulo 4

La anchura máxima en los endocráneos de La Sima de los Huesos se localiza al nivel de los lóbulos temporales, alrededor de la región medio-posterior de la segunda circunvolución temporal de la misma forma que otros grupos del Pleistoceno medio europeo y Pleistoceno medio y Superior asiático.

Se observa un desplazamiento de este rasgo hacia los límites de la región temporo-parietal en Neandertales, y claramente en mitad de los parietales en *Homo sapiens* arcaicos, grupos con un elevado volumen endocraneal respecto de los otros grupos fósiles humanos.

Por tanto, los endocráneos de La Sima de los Huesos estarían mostrando este rasgo en un grado primitivo.

Los grupos humanos del Pleistoceno inicial y medio donde se incluyen los humanos de La Sima de los Huesos, habrían tenido un modo de vida que implique la necesidad de producir un exceso de líquido cefalorraquídeo para proteger al encéfalo. Movimientos más bruscos o mecanismos más rudimentarios en el ejercicio de algunas actividades diarias, podrían haber provocado una necesidad de alta protección del encéfalo que se ve disminuida en los grupos humanos más modernos, donde la complejidad tecnológica entre otras mejoras lo habría favorecido de manera indirecta.

La región pre-frontal en el conjunto de La Sima de los Huesos muestra un estado de desarrollo intermedio entre los homínidos más primitivos junto a los *Homo erectus*, y los más modernos tanto Neandertales como *Homo sapiens*.

El pico encefálico de los endocráneos de La Sima de los Huesos se encuentra también en un estadio intermedio entre los *Homo erectus* (más primitivos y contemporáneos a SH) y los Neandertales y humanos modernos.

El estado evolutivo más avanzado (mayor desarrollo/expansión) que se observa, tanto en el polo pre-frontal como en el pico encefálico en los endocráneos de La Sima de los Huesos con respecto a otros grupos contemporáneos (*Homo erectus* de Zhoukoudian), podría deberse al ligero aumento de volumen cerebral que se observa en el conjunto de La Sima de los Huesos.

Conclusiones

El incremento de la masa neural que forma parte de esta región y su nueva disposición en el frontal, habría aumentado las conexiones entre áreas adyacentes, implicadas en procesos mentales superiores, lo que podría relacionarse con un progreso en su estructura social (enterramiento de sus congéneres o el cuidado de enfermos).

El desplazamiento del lóbulo frontal sobre el techo de la órbita habría pasado al menos por dos fases en la evolución humana. Desde la mitad del techo de la órbita observada en los homínidos más primitivos, pasando por los 2/3 del techo de la órbita en los endocráneos de La Sima de los Huesos y otros ejemplares del Pleistoceno medio hasta la totalidad del techo de la órbita en los humanos modernos.

En vista lateral, el área frontal en la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos es similar a la de los Neandertales, siendo curvada y un poco más verticalizada que en los *Homo erectus*. Pero esa verticalidad que empieza a apreciarse en el linaje neandertal, no llega al estado de la morfología ya muy vertical adquirida por los humanos modernos.

Los endocráneos de La Sima de los Huesos, muestran aún una morfología primitiva en sus parietales.

El conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos presenta una muesca en la región fronto-temporal, y es un rasgo plesiomórfico que comparte con los demás grupos humanos del registro fósil excepto los primeros *Homo sapiens* (humanos anatómicamente modernos).

El grosor del lóbulo temporal en los endocráneos de La Sima de los Huesos y neandertales se mantiene dentro del mismo rango. Este es un rasgo con cierta variabilidad o plasticidad dentro del registro fósil.

El ángulo de la proyección del polo temporal va incrementándose a lo largo del tiempo tanto dentro del conjunto asiático como dentro del conjunto europeo. Podría relacionarse con el incremento de volumen encefálico que se aprecia en cada grupo humano.

La desaparición de la muesca en la región fronto-temporal y la disminución del ángulo de la proyección del polo temporal en los humanos modernos, se asociaría al proceso de globularización exclusivo de los *Homo sapiens*.

La región posterior del cerebro, observada en vista lateral, muestra rasgos muy similares en el conjunto de grupos fósiles, incluidos los endocráneos de La Sima de los Huesos, permaneciendo los caracteres primitivos en todo el conjunto.

Destaca y se separa el conjunto de humanos actuales, con occipitales muy redondeados y nada proyectados. La adquisición de un nuevo modelo más globular en el cerebro de estos humanos sería el responsable de esta redistribución de la región posterior.

Capítulo 5

• Variables métricas endocraneales

Las variables endocraneales estandarizadas por el volumen endocraneal indican que, en su desarrollo a lo largo del proceso evolutivo del género *Homo*, la mayoría de las diferencias se dan entre los primeros *Homo* y todos los demás grupos humanos.

Los primeros *Homo* y el conjunto de *Homo erectus* presentarían un patrón muy similar de desarrollo en todas las variables. Por su parte, *Homo heidelbergensis*, SH y *Homo neanderthalensis* compartirían también un patrón similar en el desarrollo de sus variables. Entre los neandertales y los *Homo sapiens*, no habría diferencias significativas entre ellos en ninguna variable.

Las variables métricas endocraneales más independientes han resultado ser la expansión en dirección antero-posterior del frontal (MBAT·ROF) y su cuerda (FC), la anchura occipital (OW) y la cuerda parietal (PC).

Considerando el conjunto de individuos fósiles, se observan claras diferencias entre los *Homo erectus* indonesios con respecto a los chinos, pero estas diferencias desaparecen al incluir la variabilidad de los humanos actuales.

Los endocráneos de La Sima de los Huesos muestran un mosaico de caracteres, algunos primitivos que los hacen encajar dentro de la variabilidad mostrada por *Homo erectus* y otros ya más evolucionados que los aproximan a los neandertales, a pesar de que unidos son un conjunto bastante heterogéneo a razón de los resultados estadísticos.

Los individuos del Pleistoceno medio (*Homo heidelbergensis*) han mostrado una gran y extrema variabilidad que hace necesaria la revisión de la inclusión de todos ellos en una misma especie.

- **Reorganización cerebral en el registro fósil.**

Una vez eliminado el factor tamaño de manera estadística, se destaca la implicación de cada variable en la forma de los endocráneos, y observamos que los individuos de La Sima de los Huesos y el grupo de neandertales van a compartir el mismo comportamiento en un conjunto de 6 variables, pero son contrarios en las restantes 5 variables. Estos resultados apoyarían una idea previa acerca de que el grupo humano de La Sima de los Huesos es suficientemente diferente de *H. neanderthalensis* como para ser considerado un taxón independiente dentro del mismo linaje.

La organización cerebral que se observa en los individuos de La Sima de los Huesos, (con implicaciones en el comportamiento que se asemeja a los neandertales) ya estaría presente en el linaje neandertal hace unos 430k, Y habría permitido el desarrollo de grandes cerebros al final del Pleistoceno final de Europa, hecho que no sucede en los individuos del Pleistoceno final de Asia.

- **El problema de la alometría**

Las grandes diferencias mostradas por Broken Hill respecto del conjunto de La Sima de los Huesos, apoyan una idea previa de no incluir a este individuo dentro de la misma línea filogenética que a los individuos de La Sima de los Huesos. Los resultados obtenidos indicarían una posición filogenética más cercana a *Homo sapiens* que al linaje neandertal. En cambio Petralona, con un comportamiento más próximo a los ejemplares de La Sima de los Huesos sí podrían ser considerados dentro de una misma línea filogenética.

Las aparentes diferencias observadas en la forma de los endocráneos 4 y 5 de La Sima de los Huesos son debidas a la alometría provocada por la diferencia en sus volúmenes endocraneales. Las leves diferencias que se observan entre ellos una vez eliminado el factor tamaño, no son lo suficientemente importantes como para considerar que haya más de un morfotipo en el grupo, y éstas pueden ser debidas a un ligero dimorfismo sexual o formar parte de la variabilidad intraespecífica.

Una cuerda parietal muy pequeña y una anchura occipital muy grande son dos rasgos que caracterizan a los endocráneos más completos de La Sima de los Huesos frente a otros fósiles humanos, y no dependen de la capacidad craneal, es decir que son independientes del tamaño del cerebro.

- **Índices endocraneales**

La mesoencefalia y la braquiencefalia son las formas endocraneales más comunes en todos los grupos humanos. En los ejemplares de La Sima de los Huesos estas son las formas más comunes también, estando igualmente representadas en el conjunto analizado. Además los individuos de La Sima de los Huesos van a mostrar la forma endocraneal platiencéfala, y por tanto mantienen una forma endocraneal primitiva.

La combinación de índices endocraneales calculado para el fósil LB1 podría estar representando un patrón primitivo presente en otros fósiles, pero no en humanos actuales ni en otros microcéfalos, descartando por tanto una posible microcefalia o modificación desde un patrón moderno y aproximando a LB1 a otras especies fósiles anteriores.

Capítulo 6

La aproximación del resultado del volumen endocraneal estimado para el endocráneo 6 con el resultado obtenido con otros procedimientos previos (Arsuaga *et al.*, 2001), nos da confianza para considerar que el protocolo es válido para la estimación de los volúmenes de los demás endocráneos del conjunto de La Sima de los Huesos.

Los valores encefálicos estimados para el conjunto de SH, encajan bien con los valores obtenidos para otros ejemplares del Pleistoceno medio europeo y africano.

Conclusiones

El incremento de volumen endocraneal que se observa en Neandertales y primeros humanos modernos (Pleistoceno final) desde los grupos antecesores, y que no se observa en el conjunto de *Homo erectus* del mismo período, podría estar indicando una relación desde un ancestro común, no compartido con el linaje asiático, en el que el cerebro hereda una organización semejante que permite tener la capacidad de incrementar su tamaño hasta valores medios que superan los 1400 cc y mantener un elevado volumen sin perder eficacia.

O podría estar indicando una necesidad en ambos linajes de un incremento en su volumen encefálico, relacionado con un importante desarrollo de su complejidad social.

El cociente de encefalización del conjunto de La Sima de los Huesos es muy similar al obtenido para el conjunto de *Homo heidelbergensis* como especie y para los conjuntos humanos del Pleistoceno medio como período cronológico contemporáneo a La Sima de los Huesos, aunque éstos muestran pesos cerebrales ligeramente superiores.

Durante el Pleistoceno medio, concretamente en los grupos humanos europeos, se estaría dando un período de estasis en la expansión cerebral, durante el cual se estaría produciendo una nueva reorganización que permita el posterior incremento en el tamaño cerebral de los neandertales.

Confirmamos la reducción de tamaño corporal y cerebral en las poblaciones humanas más recientes (Paleolítico Superior-Holoceno) aun manteniendo los mayores cocientes de encefalización.

Capítulo 7

El patrón de los vasos meníngeos de los endocráneos de La Sima de los Huesos comparten más parecido con el patrón mostrado por los neandertales que con otros grupos fósiles. Este patrón indicaría una buena irrigación de la región media del parietal con una mayor implicación de la rama anterior.

Los resultados que hemos obtenido, indican una diferencia importante en el tipo de irrigación entre *Homo erectus* -con bastante importancia de la rama

posterior en la contribución a la red parietal y los demás grupos donde esa contribución se va reduciendo en favor de la rama anterior.

La mayor implicación de la rama anterior en la irrigación de la zona media del cerebro, podría haber sido un hecho importante y quizá crucial en el momento de la separación de *Homo erectus* y la rama evolutiva que acabará originando los linajes neandertal y de los humanos anatómicamente modernos.

En la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos, más de la mitad de los ejemplares tienen o es posible que tengan seno eseno-parietal. Con este resultado se confirma por tanto que el seno de Breschet es un rasgo con alta frecuencia en Neandertales y pre-neandertales.

En la colección de endocráneos de La Sima de los Huesos hay 3 individuos con diferentes patrones de los vasos meníngeos en cada hemisferio, y este es un hecho que se da en poblaciones modernas también, aunque los patrones observados en La Sima de los Huesos se incluyen en combinaciones de bajo porcentaje en las poblaciones humanas modernas.

Como vemos, la dominancia derecha de la desviación del seno sagital es la más representada en La Sima de los Huesos y en grupos de humanos modernos. El patrón de desviación simétrico tiene una elevada incidencia en las poblaciones actuales, siendo la menos representada en el grupo de La Sima de los Huesos, donde es la dominancia izquierda la que adquiere mayor relevancia sobre el patrón simétrico.

En 1 individuo de La Sima de los Huesos se ha observado un patrón de confluencia de senos anormal, considerado caso raro, y cuya frecuencia en poblaciones actuales también es muy baja.

En 2 individuos de La Sima de los Huesos se ha observado un patrón de drenaje occipital anormal que afectará a la presión intracraneal del cerebro (produciendo dolores de cabeza e incluso embolias). Para equilibrarlo se desarrolla un complejo de senos occipito-marginales cuya frecuencia en poblaciones actuales también es muy baja.

En los endocráneos de La Sima de los Huesos la descarga del flujo desde el seno sagital hacia el lado izquierdo ha resultado con valores superiores a la descarga que se produce hacia el lado derecho.

Conclusiones

Los senos venosos de individuos pertenecientes a la etapa de la pubertad en poblaciones humanas actuales, muestran mayores valores y por tanto consideramos que transportan mayor flujo sanguíneo en respuesta a las necesidades del cerebro, debido a su elevada actividad durante esa etapa de desarrollo. Tras la pubertad, el proceso se hace más lento, y su actividad se centrará más en refinar y mejorar lo que ya posee, reestableciendo los niveles de flujo sanguíneo que llegan al cerebro.

El estudio de la pubertad en La Sima de los Huesos ha dado tres posibles hipótesis:

1. En el grupo de individuos subadultos de La Sima de los Huesos, el periodo equivalente a la pubertad no se da en el mismo periodo de edad que en los humanos modernos, y se daría en una etapa anterior del desarrollo.
2. No existe la pubertad como un periodo claramente determinado en el desarrollo de este grupo fósil (que sí está bien definido en los humanos modernos), siendo adquiridos los cambios desde la infancia hasta la etapa adulta de manera gradual o de una forma diferente a como se da en los humanos modernos, pero no en un corto y crítico período del desarrollo.
3. Es posible sugerir un periodo similar a la pubertad en estos fósiles, pero que los valores menores de flujo sanguíneo cerebral (grosos de los senos venosos occipitales) obtenidos en el conjunto de individuos que representa esa etapa de desarrollo, puedan explicarse por los volúmenes cerebrales probablemente más bajos en los fósiles en comparación con los individuos modernos.

Los grosos de los senos venosos en los adultos de La Sima de los Huesos, se encuentran dentro del rango de valores obtenidos para los humanos modernos, pero sin llegar al límite superior.

Los valores aproximados en los grosos de seno transversal derecho e izquierdo en La Sima de los Huesos y Pleistoceno medio podría estar indicando un mayor equilibrio entre la irrigación de las regiones internas del cerebro y la irrigación de las regiones periféricas, que podría estar relacionado con un proceso de reorganización cerebral.

A pesar de las diferencias en la importancia de la irrigación de unas regiones u otras entre los distintos grupos humanos, o en las fases de maduración del cerebro en su paso a estado adulto, la base funcional del sistema sanguíneo cerebral en la población de La Sima de los Huesos, parece tener las mismas debilidades, y por tanto seguramente respondería de la misma forma ante los mismos estímulos, carencias y patologías/anomalías que en otros grupos, como indican la aparición de complejo occipito-marginal para reducir la presión intracraneal, o cómo afecta la craniosinóstosis al patrón de los vasos meningeos y el desarrollo de los senos duros que se ven afectados por esta patología.

Esta base funcional del sistema sanguíneo podría estar ya establecida hace al menos 430 000 años (edad cronológica de los restos humanos de La Sima de los Huesos) y habría sufrido pocos cambios hasta la actualidad, básicamente relacionados con requerimientos metabólicos y desarrollo

Capítulo 8

Muchos de los rasgos que caracterizan las asimetrías cerebrales en poblaciones humanas actuales aparecen también en el conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos. Estos son que las diferencias entre las proyecciones de anchura son mayores que las diferencias entre las proyecciones de longitud, que las diferencias son mayores en los lóbulos occipitales que en los lóbulos frontales y que el hemisferio izquierdo es generalmente más largo que el derecho.

También el porcentaje de cada patrón de petalias calculado en La Sima de los Huesos coincide con las calculadas en los humanos anatómicamente modernos.

Por lo tanto podemos decir que el patrón de desarrollo de las petalias ya era como el actual hace 430 000 años.

La combinación de petalias muestra algunas diferencias entre grupos humanos, y los patrones mayoritario y minoritario en La Sima de los Huesos no coinciden con aquellos calculados en humanos anatómicamente modernos ni en un conjunto de fósiles humanos.

Conclusiones

Podemos por lo tanto hablar de un patrón de combinación de petalias diferente o exclusivo en este grupo fósil humano (La Sima de los Huesos).

El área 45 de Brodmann es más prominente en el lado izquierdo del endocráneo en la mayoría de los fósiles humanos, incluidos los endocráneos de la colección de La Sima de los Huesos. Es generalizado el hecho de que el área de Broca se vea ya bien definida y lateralizada en el lado izquierdo del cerebro en la mayoría de las especies humanas fósiles.

El área 47 de Brodmann se localiza por delante del polo temporal en la mayoría de los endocráneos de La Sima de los Huesos, de la misma forma que sucede en la mayoría de ejemplares del Pleistoceno medio. No sucede así en humanos modernos donde se localiza sobre el polo temporal debido seguramente al proceso de acortamiento y globularización del cerebro.

De acuerdo a la preferencia manual asignada al conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos según sus asimetrías, cabría la posibilidad de un elevado número de individuos no diestros en el grupo, con una combinación de diestros/no diestros más equitativa que en los humanos actuales (4/6 en La Sima de los Huesos frente a 9/1 en humanos actuales).

El conjunto de endocráneos de La Sima de los Huesos presenta un menor grado de lateralización del cerebro o al menos, un grado diferente de lateralización que los grupos de humanos modernos. Consideramos entonces que este grupo de homínidos como conjunto, no tiene una lateralidad cerebral claramente definida.

En el conjunto de La Sima de los Huesos, no hay una relación tan fuerte entre la lateralidad expresada en el cerebro y el verdadero uso de la mano, confirmando que no hay una relación obligatoria entre la destreza manual y la lateralización del cerebro.

La asignación de la preferencia manual en base a las asimetrías cerebrales, ha sido confirmada por los resultados de los análisis dentales (estrías labiales) en 3 de los 4 individuos donde han podido combinarse ambos resultados.

El caso especial del individuo 6 apoyaría la hipótesis previa que introduce la idea del cuidado y apoyo a individuos con patologías o menos capacitados dentro del grupo.

La ambidextría podría estar ya presente en las poblaciones fósiles.

El aprendizaje por imitación podría ser el responsable de las discrepancias entre la preferencia manual asignada a partir de las asimetrías cerebrales y el verdadero uso de la mano.

La variedad de las relaciones entre la preferencia manual y uso verdadero de las manos obtenidos en este estudio, nos lleva a considerar diferentes posibilidades asociadas con el desarrollo y la enseñanza de las actividades diarias en este grupo humano fósil, e incluso podría considerarse ya la separación de tareas, lo que sería un reflejo de la organización social de este grupo.

Por último, el estudio de la lateralización cerebral (a partir de las asimetrías cerebrales) se hace necesario como complemento al estudio de las estriaciones vestibulares en la dentición anterior para el análisis en profundidad de la destreza manual en poblaciones humanas fósiles.

Perspectivas de futuros estudios

En el transcurso de la investigación que se planteó en un principio en los objetivos de esta tesis, han ido surgiendo problemas y dudas cuya resolución ha quedado incompleta al carecer de estudios previos cuyos resultados y conclusiones sirvan de apoyo a los estudios aquí presentados.

Se hacen necesarios estudios en cerebros de humanos vivos, donde teniendo controlados determinados aspectos y parámetros fisiológicos, puedan extrapolarse después a rasgos visibles en sus propios endocráneos. De esta manera, podremos hablar con mayor seguridad de la asociación de algunos rasgos que quedan marcados en los endocráneos fósiles con aspectos de su fisiología y analizar su normalidad o anormalidad en el registro fósil.

Algunos ejemplos concretos de esto son:

- Estudiar los cuerpos de Pacchioni en cerebros de personas de los que se necesita conocer la cantidad de fluido cerebroespinal que protege y rodea al cerebro. Se plantea en personas de varias edades y en personas que realicen trabajos o actividades que puedan alterar una cantidad de fluido que a priori se considere normal (esto es...actividades que se asemejen a las realizadas por los homínidos primitivos).
- Estudiar la relación real que se da entre el verdadero flujo sanguíneo que pasa a través de los senos venosos y sus grosores a lo largo de su recorrido. Por supuesto se plantea realizarlo en personas de distintas edades para confirmar o no lo visto en esta tesis sobre los cambios observados en el período de la pubertad.
- Estudiar cómo las anomalías o patologías reales asociadas a los patrones de confluencia de senos quedan marcadas en los moldes endocraneales de los cerebros afectados y qué consecuencias traen para la vida y el comportamiento de la persona.
- Estudiar las asimetrías cerebrales en individuos con el dato de su destreza manual conocido. Ver como se correlacionan ambos datos y crear una base de datos que pueda ser usada para incluir y estudiar individuos fósiles.

-Aplicación de morfometría geométrica en nuevos estudios de forma, tamaño y alometría en individuos fósiles y actuales.

-Ampliar el estudio de las cavidades endocraneales con el análisis de los senos frontales y maxilares de individuos del registro fósil.

-Aplicación de nuevos métodos para la estimación de los volúmenes encefálicos en endocráneos de tamaño conocido, para llevar a cabo la confirmación o no de la validez de viejos métodos.

-Estudiar en profundidad el registro de surcos y circunvoluciones en los homínidos de La Sima de los Huesos y comparar con otros ejemplares fósiles para determinar si hay modificaciones a lo largo del proceso evolutivo y sus implicaciones biológicas.

Para la mayoría de estos estudios es imprescindible establecer convenios de colaboración con hospitales o institutos de investigación que trabajen con tomografía axial y puedan aportar material concreto para cada estudio, sobre todo los datos fisiológicos necesarios.

Anexos

Capítulo 2.

<i>Individuo</i>	<i>Especie</i>	<i>Período cronológico</i>	<i>Volumen cc</i>	<i>Grupo</i>	<i>Localización</i>	<i>Abreviatura</i>
KNM-ER 1470	<i>Homo habilis sl</i>	Pleistoceno inicial	752 (1)	<i>Homo “primitivo”</i>	LDP, LAMH	
KNM-ER 1813	<i>Homo habilis sl</i>	Pleistoceno inicial	509 (1)	<i>Homo “primitivo”</i>	LDP	
KNM-ER 3733	<i>Homo ergaster</i>	Pleistoceno inicial	848 (1)	<i>Homo “primitivo”</i>	LDP	
KNM-ER 3883	<i>Homo ergaster</i>	Pleistoceno inicial	804 (1)	<i>Homo “primitivo”</i>	LDP	
KNM-WT 15000	<i>Homo ergaster</i>	Pleistoceno inicial	900 (1)	<i>Homo “primitivo”</i>	LDP	
Dmanisi 2280	<i>Homo georgicus</i>	Pleistoceno inicial	780 (5)-790 (3)	<i>Homo “primitivo”</i>	LDP	D2280
Dmanisi 2282	<i>Homo georgicus</i>	Pleistoceno inicial	645 (3)- 650 (2)	<i>Homo “primitivo”</i>	LDP	D2282
Mojokerto child	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno inicial	630 ± 10 (10)	<i>Homo erectus</i>	LDP	
Sangiran 2 (<i>Pithecanthropus</i> II)	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno inicial	813 (1 y 5)	<i>Homo erectus</i>	LDP	Sg 2
Sangiran 10 (<i>Pithecanthropus</i> VI)	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno inicial	855 (5)	<i>Homo erectus</i>	DPMH, LAMH	Sg 10
Sangiran 12 (<i>Pithecanthropus</i> VII)	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno inicial	1059 (5)	<i>Homo erectus</i>	DPMH, LAMH	Sg 12
Sangiran 17	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno inicial	1004 (1 y 5)	<i>Homo erectus</i>	LDP	Sg 17
Sangirán 38	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno inicial	850 (9)	<i>Homo erectus</i>	DPMH	Sg 38
Trinil 2 (<i>Pithecanthropus</i> I)	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno inicial	940 (5)	<i>Homo erectus</i>	IPH, LAMH	Tr 2
Sambungmacan 3	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno medio	917 (5)	<i>Homo erectus</i>	DPMH	Sm 3
Zhoukoudian II (<i>Sinanthropus</i> II Locus LD)	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno medio	1030 (5)	<i>Homo erectus</i>	IPH, LAMH	ZKD II
Zhoukoudian III (<i>Sinanthropus</i> III Locus EI)	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno medio	915 (5)	<i>Homo erectus</i>	IPH, LDP	ZKD III

Zhoukoudian X (<i>Sinanthropus</i> X Locus LI)	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno medio	1225 (1 y 5)	<i>Homo erectus</i>	LDP, IPH, LAMH	ZKD X
Zhoukoudian XI (<i>Sinanthropus</i> XI Locus LII)	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno medio	1015 (1 y 5)	<i>Homo erectus</i>	IPH, LAMH	ZKD XI
Zhoukoudian XII (<i>Sinanthropus</i> XII Locus LIII)	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno medio	1030 (1 y 5)	<i>Homo erectus</i>	IPH	ZKD XII
Petralona	<i>Homo heidelbergensis</i>	Pleistoceno medio	1170 (4)	<i>Homo heidelbergensis</i> / Pleistoceno medio	Thessaloniki, Greece	Pt
Aragó	<i>Homo heidelbergensis</i>	Pleistoceno medio		<i>Homo heidelbergensis</i> / Pleistoceno medio	LDP	Ag
Swanscombe	<i>Homo heidelbergensis</i>	Pleistoceno medio	1300 (6) –1325 (1)	<i>Homo heidelbergensis</i> / Pleistoceno medio	IPH, LAMH	
Kabwe (Broken Hill)	<i>Homo rhodesiensis</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	Pleistoceno medio	1270 (4)	<i>Homo heidelbergensis</i> / Pleistoceno medio	LAMH	Kb
Bodo	<i>Homo rhodesiensis</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	Pleistoceno medio	1250(1)	<i>Homo heidelbergensis</i> / Pleistoceno medio	VAA	
Salé I	<i>Homo rhodesiensis</i> - <i>Homo heidelbergensis</i>	Pleistoceno medio	930 (11)	<i>Homo heidelbergensis</i> / Pleistoceno medio	LAMH	
La Sima de los Huesos 2	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1333,5 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 2
La Sima de los Huesos 3	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1230 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 3
La Sima de los Huesos 4	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1360 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 4
La Sima de los Huesos 5	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1092 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 5
La Sima de los Huesos 6	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1225 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 6
La Sima de los Huesos 7	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1143 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 7
La Sima de los Huesos 8	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1313 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 8
La Sima de los Huesos 9	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1201 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 9
La Sima de los Huesos 10	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1218 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 10
La Sima de los Huesos 11	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1057 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 11

La Sima de los Huesos 12	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1227 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 12
La Sima de los Huesos 13	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1436 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 13
La Sima de los Huesos 14	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1224 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 14
La Sima de los Huesos 15	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1283 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 15
La Sima de los Huesos 16	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1236 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 16
La Sima de los Huesos 17	<i>Homo heidelbergensis?</i>	Pleistoceno medio	1218 (12)	<i>SH</i>	CM-ECH	SH 17
Ngandong 1	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno final	1172 (5)	<i>Homo erectus</i>	DPMH	Ng 1
Ngandong 2	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno final		<i>Homo erectus</i>	DPMH	Ng 2
Ngandong 3	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno final		<i>Homo erectus</i>	DPMH	Ng 3
Ngandong 5	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno final		<i>Homo erectus</i>	DPMH	Ng 5
Ngandong 6	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno final	1251 (1 y 5)	<i>Homo erectus</i>	DPMH	Ng 6
Ngandong 9	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno final	-----	<i>Homo erectus</i>	DPMH	Ng 9
Ngandong 10	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno final		<i>Homo erectus</i>	DPMH	Ng 10
Ngandong 11	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno final	1231 (5)	<i>Homo erectus</i>	DPMH	Ng 11
Ngandong 12	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno final	1090 (5)	<i>Homo erectus</i>	LDP	Ng 12
Ngandong 7	<i>Homo erectus</i>	Pleistoceno final	1013 (1 y 5)	<i>Homo erectus</i>	LDP	Ng 7
La Chapelle-aux-Saints	<i>Homo neanderthalensis</i>	Pleistoceno final	1625 (1)	Neandertal	IPH	LCh
Gibraltar	<i>Homo neanderthalensis</i>	Pleistoceno final	1200 (1)	Neandertal	IPH, LAMH	
Neandertal	<i>Homo neanderthalensis</i>	Pleistoceno final	1525 (1)	Neandertal	IPH	
La Ferrassie 1	<i>Homo neanderthalensis</i>	Pleistoceno final	1640 (1)	Neandertal	IPH, LAMH	LF
Le Moustier	<i>Homo neanderthalensis</i>	Pleistoceno final	1565 (1)	Neandertal	LAMH	LM
Teshik Tash	<i>Homo neanderthalensis</i>	Pleistoceno final	1525 (1)	Neandertal	IPH	TT
Ehringsdorf	<i>Homo neanderthalensis</i>	Pleistoceno final	1450 (1)	Neandertal	LDP	Eh
La Quina 5	<i>Homo neanderthalensis</i>	Pleistoceno final	1172 (1)	Neandertal	IPH, LAMH	LQ

Brno III	<i>Homo sapiens</i>	Pleistoceno final	1304 (1)	<i>Homo sapiens</i> arcaico	IPH	Br
Cro-Magnon 3	<i>Homo sapiens</i>	Pleistoceno final	1590 (1)	<i>Homo sapiens</i> arcaico	IPH, LAMH	
Jebel Irhoud 1	<i>Homo sapiens</i>	Pleistoceno final	1305 (1)	<i>Homo sapiens</i> arcaico	IPH , LDP	
Jebel Irhoud 2	<i>Homo sapiens</i>	Pleistoceno final	1400 (1)	<i>Homo sapiens</i> arcaico	IPH, LAMH	
Dolni Vestonice I	<i>Homo sapiens</i>	Pleistoceno final	-----	<i>Homo sapiens</i> arcaico	IPH	
Dolni Vestonice III	<i>Homo sapiens</i>	Pleistoceno final	1285 (1)	<i>Homo sapiens</i> arcaico	IPH	
Predmost IV	<i>Homo sapiens</i>	Pleistoceno final	1250 (1)	<i>Homo sapiens</i> arcaico	IPH	PDT
Predmost IX	<i>Homo sapiens</i>	Pleistoceno final	1555 (1)	<i>Homo sapiens</i> arcaico	IPH	
Predmost X	<i>Homo sapiens</i>	Pleistoceno final	1452 (1)	<i>Homo sapiens</i> arcaico	IPH	
Predmost III	<i>Homo sapiens</i>	Pleistoceno final	1580 (1)	<i>Homo sapiens</i> arcaico	IPH	
Qafzeh VI	<i>Homo sapiens</i>	Pleistoceno final	1568 (1)	<i>Homo sapiens</i> arcaico	LDP	
Singa	<i>Homo sapiens</i>	Pleistoceno final	1550 (1)	<i>Homo sapiens</i> arcaico	LDP	
Skhul I	<i>Homo sapiens</i>	Pleistoceno final	1570 (1)	<i>Homo sapiens</i> arcaico	IPH	
Combe Capelle	<i>Homo sapiens</i>	Pleistoceno final	1570 (1)	<i>Homo sapiens</i> arcaico	LAMH	
Sepúlveda 463	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	1140 (11)	<i>Homo sapiens</i> moderno	CM-ECH	SEP
Sepúlveda 545	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	1166 (11)	<i>Homo sapiens</i> moderno	CM-ECH	SEP
Sepúlveda 490	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	1358 (11)	<i>Homo sapiens</i> moderno	CM-ECH	SEP
Sepúlveda 522	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	1330 (11)	<i>Homo sapiens</i> moderno	CM-ECH	SEP
Humano actual 10111	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 1489	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 1490	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 1865	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 19246	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 25027	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3635	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3662	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3663	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	

Humano actual 3664	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3665	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3666	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3667	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3668	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3669	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3670	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3671	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3672	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3673	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3674	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3675	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3676	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3677	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3678	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3679	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3682	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3683	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3684	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3686	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
Humano actual 3689	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LAMH	
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7504	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7529	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7592	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7532	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7558	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-327 / 7581	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP

San Pablo 02.25 / 1-250 / 7606	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7615	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7511	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-405 / 7712	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-350 / 7538	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-350 / 7708	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7591	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-350 / 7628	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-350 / 7613	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-350 / 7628	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7533B	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7579	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7512	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7601	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-350 / 7603	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7510	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7571	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7506	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP
San Pablo 02.25 / 1-250 / 7611	<i>Homo sapiens</i>	Holoceno	-----	<i>Homo sapiens</i> moderno	LEH	SP

Tabla A.2.1. Relación de ejemplares fósiles y modernos que se han tenido en cuenta en esta tesis.

Leyenda de los centros e instituciones donde se localizan los endocráneos.

- Département de Préhistoire del Museum National d'Histoire Naturelle (Paris) **DPMH**.
- Laboratoire d'Anthropologie del Museum National d'Histoire Naturelle (Paris) **LAMH**.
- Institut de Paléontologie Humaine (Paris) **IPH**.
- Laboratoire Départemental de Préhistoire (Nice) **LDP**.
- Centro Mixto UCM-ISCIH de Investigación sobre Evolución y Comportamiento Humanos (Madrid) **CM-ECH**.
- Laboratorio de Evolución Humana, Edificio I+D+I (Burgos) **LEH**.

Volúmenes obtenidos de:

- (1) Holloway, R.L., Yuan, M.S. & Broadfield, D. C (2004). The Human Fossil Record: Brain Endocasts: The Paleoneurological Evidence. Volume 3. Schwartz, J., & Tattersall, I., (eds). New York. John Wiley & Sons Publishers. ISBN: 9780471418238. 315 pp.
- (2) Grimaud-Herve, D., Lordkipanidze, D., de Lumley, M.A. & Gabounia, L., (2006). Etude preliminaire des endocrânes de Dmanissi : D 2280 et D 2282. L'Anthropologie, 110(5): 732-765.
- (3) Grimaud-Herve, D. & Lordkipanidze, D. (2010). The Fossil Hominid Brains of Dmanisi: D2280 and D2282. Chapter 5. In: The human brain evolving: paleoneurological studies in honor of Ralph L. Holloway. Schick, K., Broadfield, D., Toth, N. & Yuan, M. Eds, Number 4: Stone Age Institute Publication Series. Pp. 59-82
- (4) Seidler, H., Falk, D., Stringer, C., Wilfing, H., Müller, G.B., zur Nedden, D., Weber, G.W., Reicheis, W. & Arsuaga, J.L. (1997). A comparative study of stereolithographically modelled skulls of Petralona and Broken Hill: implications for future studies of Pleistocene Medio hominid evolution. Journal of Human Evolution , 33 (6): 691-703
- (5) Antón, S.C. (2002). Evolutionary significance of cranial variation in Asian *Homo erectus*. American Journal of Physical Anthropology 118: 301–323.
- (6) Stringer, C. B. & Hublin, J.-J. (1999). New age estimates for the Swanscombe hominid, and their significance for human evolution. Journal of Human Evolution, 37(6): 873-877.
- (7) Conroy, G., Falk, D., Guyer, J., Weber, G.W., Seidler, H. , Recheis, W., (2000a). Endocranial capacity in Sts 71 (*Australopithecus africanus*) by three-dimensional computed tomography. The Anatomical Record, 258(4): 391-396.
- (8) Falk, D., Redmond, J., John , C., Guyer, J., Conroy, C., Recheis, W., Weber, G.W. & Seidler, H. (2000). Early hominid brain evolution: a new look at old endocasts. Journal of Human Evolution, 38:695-717.

- (9) Indriati, E., & Antón, S.C. (2010). The calvaria of Sangiran 38, Sendangbusik, Sangiran Dome, Java. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology* 61:225-243.
- (10) Balzeau, A., Grimaud-Herve, D. & Jacob, T. (2005). Internal cranial features of the Mojokerto child fossil East Java, Indonesia. *Journal of Human Evolution* 48: 535-553.
- (11) Hublin, J. J. (2001) Northwestern African Middle Pleistocene hominids and their bearing on the emergence of *Homo sapiens*. In: L. Barham and K. Robson-Brown (eds.), *Human Roots. Africa and Asia in the Middle Pleistocene*. CHERUB, Western Academic and Specialist Press Lmted: Bristol, pp 99-121.
- (12) Valores obtenidos y estimados para este trabajo
(ver capítulo 6- Volúmenes encefálicos).

Capítulo 4.

Homo primitivos

De Izquierda a derecha y de arriba a abajo:

KNM-ER 1470
KNM-ER 3733

KNM-ER 1813
KNM-ER 3883

KNM-WT 15000

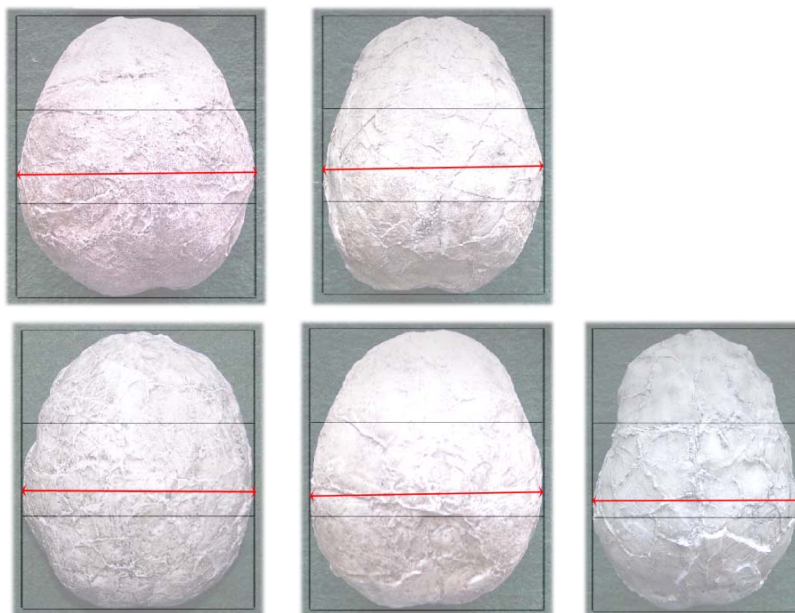


Figura A.4.1. Localización de la anchura máxima en los endocráneos del conjunto de *Homo primitivo* (sin escalar).

Homo erectus

De Izquierda a derecha y de arriba a abajo:

Modjokerto,
Ngandong 5,
Ngandong 12,
Sangiran 38,
Zhoukoudian XI,

Sambungmacan 3,
Ngandong 6,
Sangiran 2,
Zhoukoudian III,
Zhoukoudian XII,

Trinil 2,
Ngandong 7,
Sangiran 10,
Zhoukoudian X,

Ngandong 1,
Ngandong 11,
Sangiran 17,

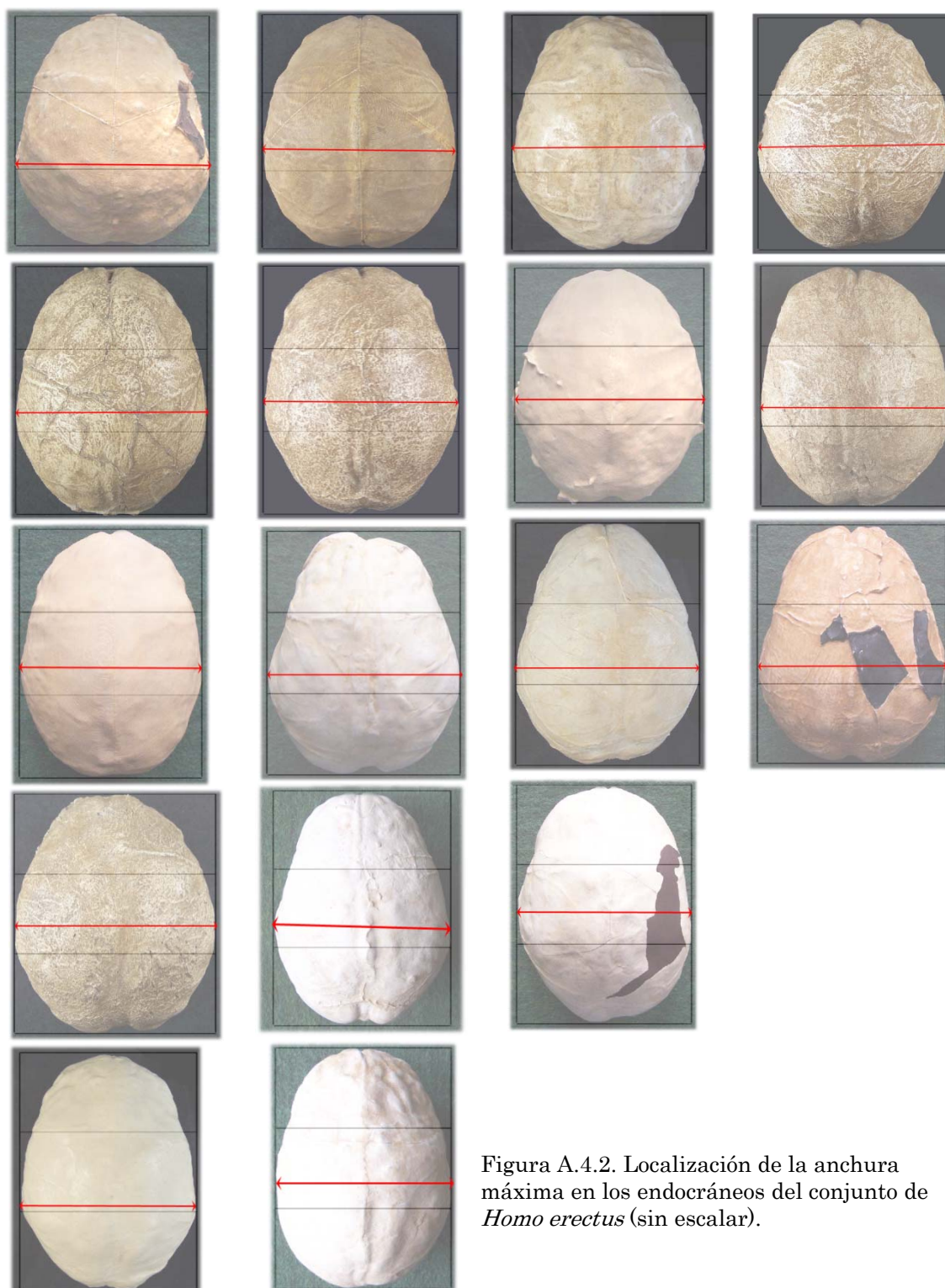


Figura A.4.2. Localización de la anchura máxima en los endocráneos del conjunto de *Homo erectus* (sin escalar).

Homo neanderthalensis

De Izquierda a derecha y de arriba a abajo:

Ehringsdorf,
La Quina 5

La Chapelle-aux-Saints
Neandertal

La Ferrassie
Teshik Tash



Figura A.4.3. Localización de la anchura máxima en los endocráneos del conjunto de *Homo neanderthalensis* (sin escalar).

Homo sapiens arcaico

De Izquierda a derecha y de arriba a abajo:

Skhul 1
Cro Magnon 3
Jebel Irhoud 2
Predmost X

Salé
Combe Capelle
Predmost IV
Qafzeh VI

Dolni Vestonice 2
Brno III
Predmost III
Singa

Jebel Irhoud 1
Predmost IX

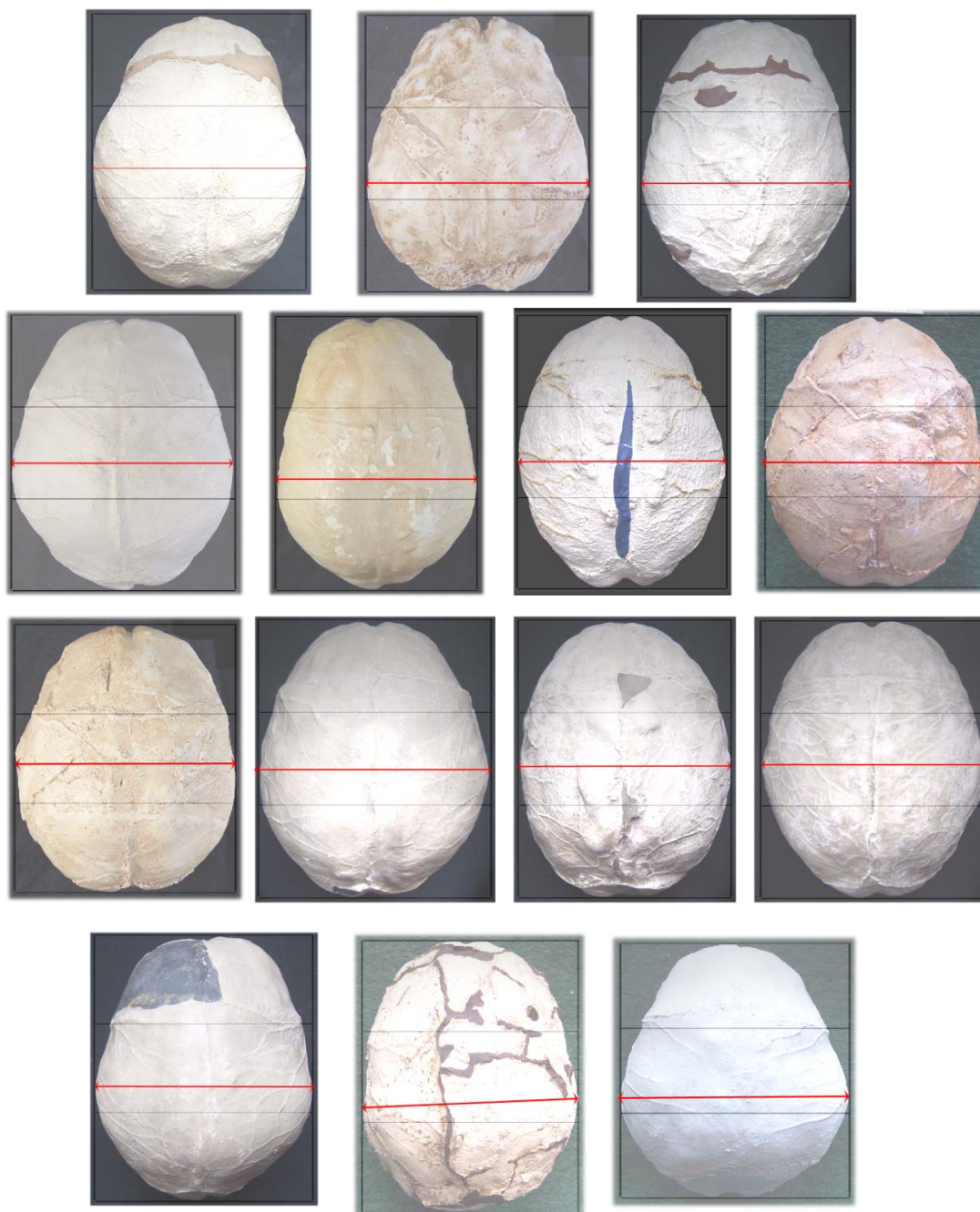


Figura A.4.4. Localización de la anchura máxima en los endocráneos del conjunto de *Homo sapiens arcaico* (sin escalar).



Figura A.4.5. Indicación de las granulaciones aracnoideas o Cuerpos de Pacchioni observados en algunos individuos fósiles (sin escalar).

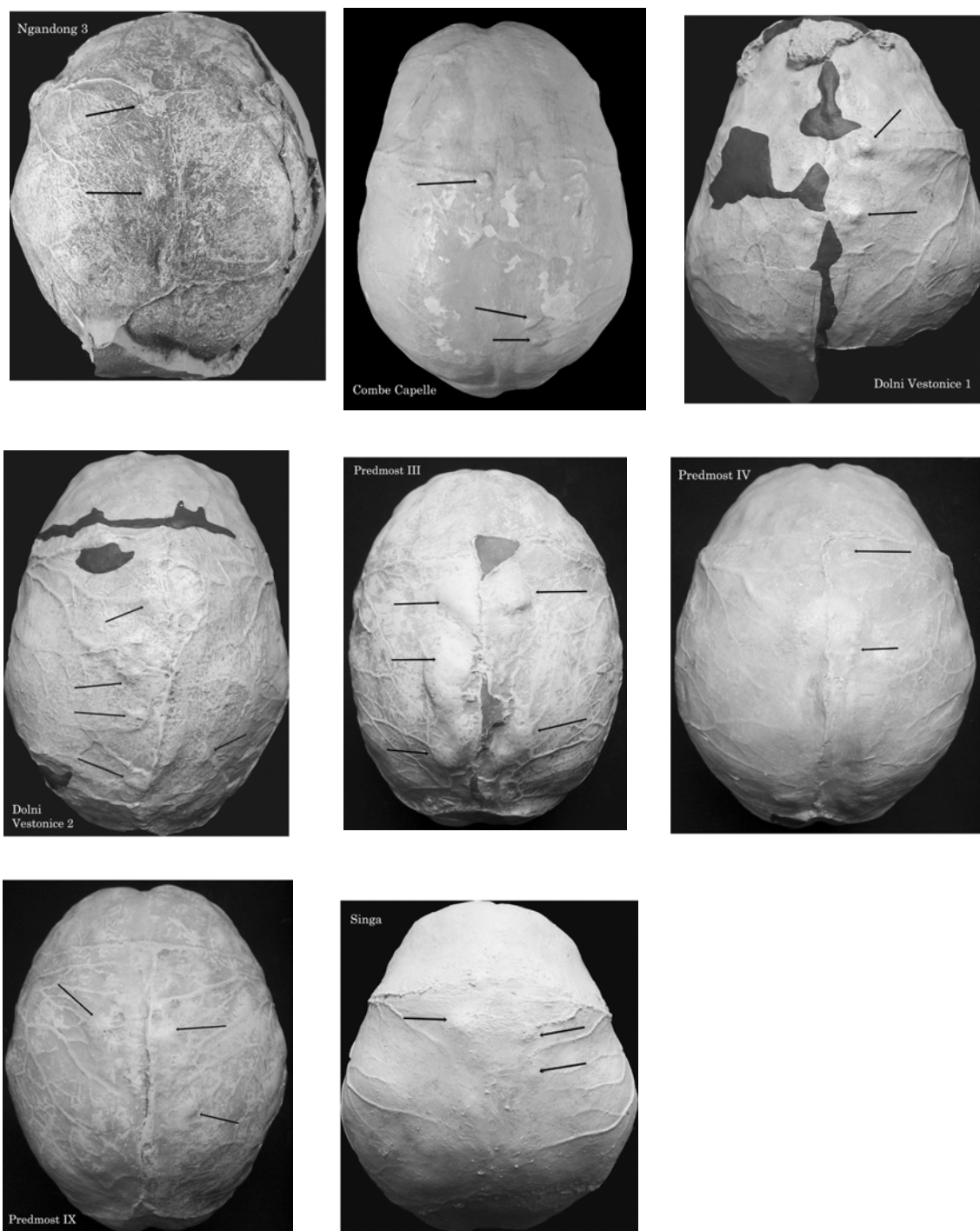


Figura A.4.5. (Continuación). Indicación de las granulaciones aracnoideas o Cuerpos de Pacchioni observados en algunos individuos fósiles (sin escalar).

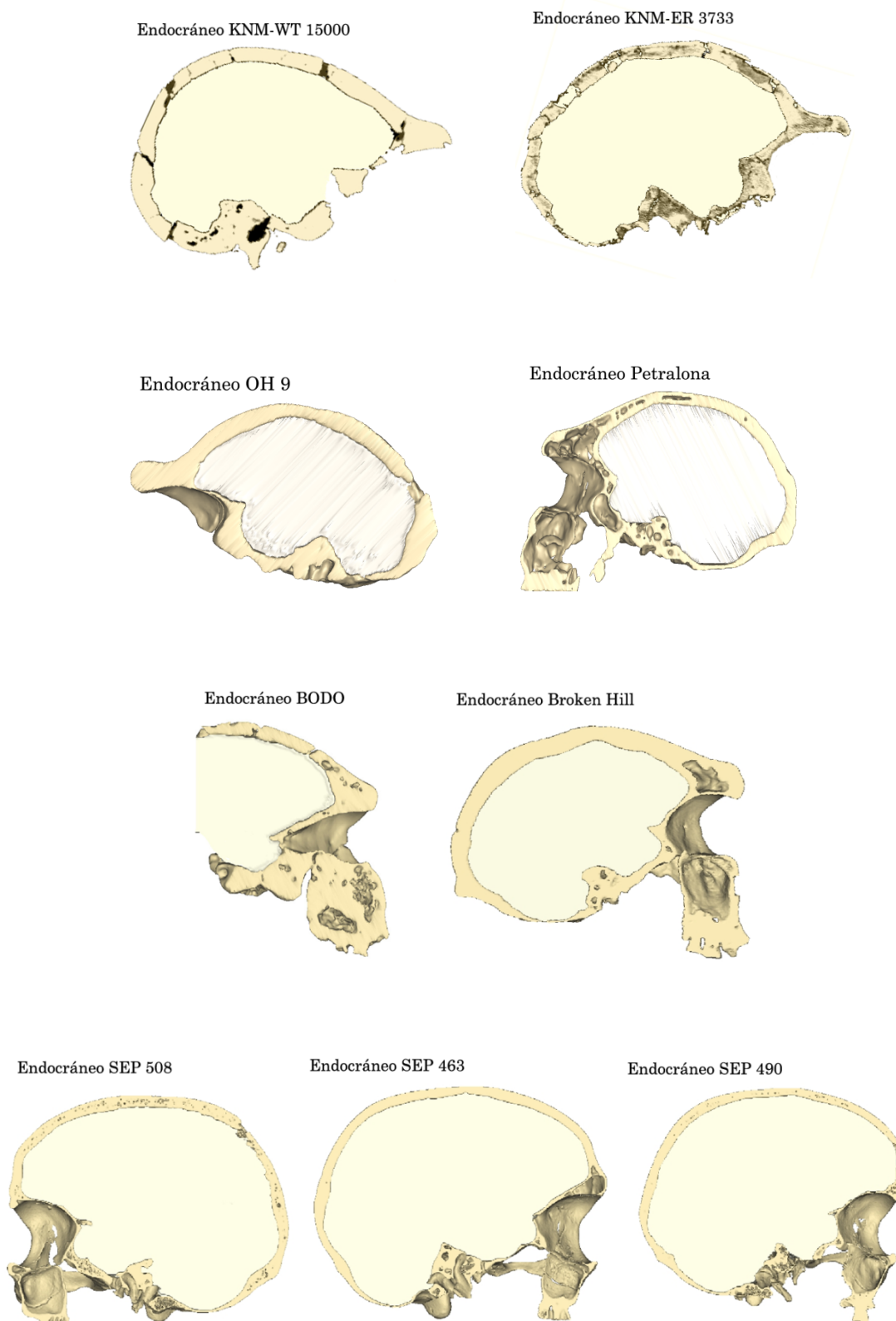


Figura A.4.6. Localización del lóbulo frontal sobre el techo de la órbita en endocráneos fósiles y modernos (sin escalar).

Capítulo 5.

	L	H	CH	FC	PC	FH	eb-ba	eb-cv	eb-eat
Aragó 21+47	172	106	116	125	54	113	107	106	94
Brno III	177	134		134	60		121	130	98
Combe Capelle	187	131	128	128	73		127	137	107
Cro-Magnon 3	189,50			141	64				
Dmanisi D2280	145,00	103	88	100	55	92		97	80
Dmanisi D2282	142,50	74		86	44			75	72
Jebel Irhoud 2	180	118	110	108	66		104	121	95
Jebel Irhoud I	171,5		109	113	54	108			98
Dolni Vestonice 1925					72				
Dolni Vestonice 1930	195			153	56				103
Ehringsdorf	176	129		127	53			129	100
Gibraltar	167								
Kabwe (Broken Hill)	173	125	112	108	60	107		122	100
KNM-ER 1470	137	98	98	94,5	45	90	96	96	76
KNM-ER 1813	125	83	89	85	43		82	88	73
KNM-ER 3733	138	102	97	97	38		91	97	72
KNM-ER 3883	149	95	96	99	40	85	90	100	82
KNM-WT 15000	153,5	106	102	95	56	82		111	95
La Chapelle aux Saints	182,5	131	122	125	53	118		127	107
La Ferrassie	183	135	126	127	50			130	109
La Quina 5	177,5	128	113	125	56				
Le Moustier	182,5	134	127	135	52			132	106
Microcéfalo 29229	90,5	87	68	65	24	60	67	82	48
Microcéfalo 29233	121	94	85	93	32	80	86	86	63
Microcéfalo 29234	128,5	121	109	99	40	87	101	116	83
Microcéfalo 29235	88,5	87	70	72	26	62	70	81	49
Microcéfalo 29236	114,5	104	91	83	37	80	92	102	73
Microcéfalo 05740 (infantil)	121	101	93	97	34	87	87	94	66
Humano moderno 10111	163	140	137	131	68	125	134	144	111
Humano moderno 1294 bis	173	129	126	120	72	113	124	134	110
Humano moderno 1489	179,5	125	126	121	70	129	121	129	100
Humano moderno 1490	169	130	127	128	61	120	130	127	107
Humano moderno 1865	168	130	125	128	81	123	130	131	106
Humano moderno 19246	163	132	127	122	70	117	127	133	107
Humano moderno 25027	165,5	120	116	119	64	116	109	121	97
Humano moderno 3635	179,5	132	120	130	65	117	128	132	111
Humano moderno 3661 niño	154,5	121	114	104	66	102	109	123	98
Humano moderno 3662	175	127	126	130	57	127	127	126	106
Humano moderno 3663	155,5	126	117	115	62	113	124	123	101
Humano moderno 3664	168,5	124	120	122	60	113	119	127	99
Humano moderno 3665	178	133	127	124	64	126	121	134	120
Humano moderno 3666	172,5	136	133	117	77	120	127	139	112

Anexos

	L	H	CH	FC	PC	FH	eb-ba	eb-cv	eb-eat
Humano moderno 3667	183,5	140	139	120	79	120	127	143	115
Humano moderno 3668	172,5	137	130	117	61	120	125	140	114
Humano moderno 3669	175,5	142	129	130	67	126	126	139	116
Humano moderno 3670	166,5	125	121	124	60	119	128	130	105
Humano moderno 3671	170,5	127	119	114	72	112	121	132	104
Humano moderno 3672	170	130	117	126	59	120	120	127	103
Humano moderno 3673	179	135	122	124	62	122	123	134	106
Humano moderno 3674	170	133	121	111	76	110	123	133	114
Humano moderno 3675	163	135	120	117	65	120	123	131	105
Humano moderno 3676	160	128	122	114	88	113	120	135	104
Humano moderno 3677	171	126	118	134	62	125	120	128	102
Humano moderno 3678	180	136	126	125	67	125	130	137	107
Humano moderno 3679	171	126	127	111	74	107	120	129	106
Humano moderno 3682	169,5	136	119	130	48	122	123	129	99
Humano moderno 3683	166	134	121	128	62	120	120	131	111
Humano moderno 3684	187	134	126	126	70	125	124	136	110
Humano moderno 3686	177,5	126	115	116	86	113	128	120	107
Humano moderno 3689	156,5	122	121	111	65	109	120	126	96
Humano moderno 3690	174,5	126	126	118	71	118	124	126	105
Humano moderno 3691	159	136	125	117	66	115	123	131	111
Humano moderno 3692	156	126	125	117	57	111	121	129	102
Humano moderno 3694	170	142	134	129	68	126	138	146	118
Humano moderno 3699	159	128	123	123	62	114	126	128	101
Humano moderno 3700	162,5	118	102	120	55	107	106	109	91
Humano moderno 3701 (infantil)	164	126	111	120	41	114	116	119	90
Humano moderno 3702	180	132	121	125	65	120	124	130	106
Humano moderno 3703	181,5	132	120	108	65	118	124	132	102
Humano moderno 3704	166,5	120	116	119	64	116	111	121	94
Humano moderno 3705	163	131	122	122	59	126	124	131	105
Humano moderno 3706	180	134	133	126	66	130	131	135	99
Humano moderno 3707	184,5	132	135	116	80	118	124	136	105
Humano moderno 3709	173	139	117	119	62	117	123	131	102
Humano moderno 3775	158	135	125	127	74	116	122	140	109
Humano moderno 3828	180	115	118	122	63		113	120	100
Humano moderno 4362	172,5	136	125	126	74	122	127	132	110
Humano moderno 9852	162	124	112	125	65	116	113	122	103
Modjokerto (infantil)	131		86	96	54	82			87
Neandertal	174,5			124	50				102
Ngandong 1 lado d	164	104		92	65			110	92
Ngandong 10	166								
Ngandong 11	171,5	115	115	115	56			118	99
Ngandong 12	167,5	115	110	106	64		111	120	97

	L	H	CH	FC	PC	FH	eb-ba	eb-cv	eb-reat
Ngandong 2									
Ngandong 3					51				82
Ngandong 5				98	68				95
Ngandong 6	174	115,5		108	65			122	103
Ngandong 7	160	106	106	116	49	104	103	110	86
Ngandong 9					56				
Petralona	158,96	126,67	115,12	114,92	58,64	115,12	121,66	124,6	103,81
Predmost III	187	145	132	143	70			138	109
Predmost IV	184	135	128	140	63		128	132	108
Predmost IX	190	135		149	56		120	127	105
Predmost X	177	130	132	136	60			131	99
Qafzeh VI	180			111	75				105
Salé					41		93	103	78
Sambungmacan 3	153,50	111	105	112	55			113	94
Sangirán 10 (<i>Pithecanthropus</i> VI)					45			102	85
Sangirán 12 (<i>Pithecanthropus</i> VII)	150	101	96	102	39			95	82
Sangirán 17	163,5	104		106	60		97	108	90
Sangirán 38	154,5	103		98	55			106	89
SEP 463	162,19	120,41	111,34	107,17	68,42	101,02	111,11	122,76	99,84
SEP 490	167,96	126,84	119,88	110,3	75,72	99,64	119,03	132,3	108,75
SEP 522	170,34	122,45	116,51	108,67	69,12	107,52	123,04	124,95	106,69
SEP 545	154,80	123,78	112,98	115,08	63,41	104,99	112,8	121,98	98,1
Sangirán 2 (<i>Pithecanthropus</i> II)	146,00	102	92	103	50			98	83
Sg 38	154,50	103		98	55			106	89
ZKD II (<i>Sinanthropus</i> II Locus DI)				111	56				81
ZKD III (<i>Sinanthropus</i> III Locus EI)	158	106	100	107	54	99		103	88,5
ZKD X (<i>Sinanthropus</i> X Locus LI)	175	123		121	60			117	97
ZKD XI (<i>Sinanthropus</i> XI Locus LII)	168	108	106	116	50	102		106	87
ZKD XII (<i>Sinanthropus</i> XII Locus LIII)	167	116	112	123	49	100		113	93
SINGA	169	120	113	120	64	112	113	121	99
SK 1585					46			87	73
Skhul I	166,5	122	116	128	60			120	94
STS 60	116	80	83	69	51		74	86	67
Swanscombe					50		116	119	101
Taung (infantil)		78			38			83	
Teshik Tas (infantil)	176	136	123	136	56	122	121	124	107
Trinil 2 (<i>Pithecanthropus</i> I)	158			101	45				94

Tabla A.5.1. Medidas sobre los endocráneos de un conjunto de fósiles y humanos actuales, usando solamente puntos de la anatomía cerebral.

Anexos

	P	Bat	Mat	Mbat	bpc-rof	BW	FW	MW	OW
Aragó 21+47	69	72	96	42	173	96	107	131	95
Brno III	87				178			128	93
Combe Capelle	85				190				89
Cro-Magnon 3					190	110	127	146	102
Dmanisi D2280	53	62	100	34	146	87	103	116	86
Dmanisi D2282	47				143	84		104	77
Jebel Irhoud 2	74	70			180			133	89
Jebel Irhoud I					172	104	118	140	98
Dolni Vestonice 1925						105	124		
Dolni Vestonice 1930					196		122	132	88
Ehringsdorf	84				177	108	121	125	99
Gibraltar		70		45	168				
Kabwe (Broken Hill)	86	69	109	45	174	107	123	136	94
KNM-ER 1470	53,5	59	92	37	138	80	96	115	77,5
KNM-ER 1813	42				126	71	78	94	65
KNM-ER 3733	57	58	98	37	138	87	97	119	88
KNM-ER 3883	53	62	95	41	150	91	100	120	85
KNM-WT 15000	64				154	86	90	115	83
La Chapelle aux Saints	75				184	115	126	146	106
La Ferrassie	75	73	114		183	113	123	150	101
La Quina 5					179	102	110	131	104
Le Moustier	89				184			136	96
Microcéfalo 29229	57	57	79	23	93	68	81	97	63
Microcéfalo 29233	59	59	79	33	121	69	83	97	72
Microcéfalo 29234	62	66	95	35	129	74	93	107	92
Microcéfalo 29235	51	59	76	29	90		74	89	68
Microcéfalo 29236	62	66	97	35	115	73	96	118	70
Microcéfalo 05740 (infantil)	59	55	86	33	123	72	88	96	70
Humano moderno 10111	76	70	126	44	163	108	127	143	96
Humano moderno 1294 bis	75	77	122	49	173	110	123	136	93
Humano moderno 1489	82	72	109	45	181	103	116	134	101
Humano moderno 1490	77	71	109	37	170	105	116	135	87
Humano moderno 1865	72	61	104	50	169	100	114	116	83
Humano moderno 19246	75	75	120	40	164	112	120	143	109
Humano moderno 25027	78	65	106	44	167	104	112	126	85
Humano moderno 3635	77	65	108	50	180	100	116	126	87
Humano moderno 3661 niño	74	65	110	40	156	97	114	122	85
Humano moderno 3662	76	78	118	44	176	114	122	140	83
Humano moderno 3663	64	70	119	47	156	108	124	137	94
Humano moderno 3664	70	76	126	43	170	116	129	140	105
Humano moderno 3665	73	80	135	43	180	121	135	149	108
Humano moderno 3666	74	81	125	54	174	117	128	143	103

	P	Bat	Mat	Mbat	bpc-rof	BW	FW	MW	OW
Humano moderno 3667	81	85	132	50	186	120	133	144	115
Humano moderno 3668	70	77	130	46	173	117	130	142	108
Humano moderno 3669	75	83	141	45	176	117	140	154	100
Humano moderno 3670	76	71	130	42	167	123	136	151	108
Humano moderno 3671	74	71	105	45	172	101	115	130	98
Humano moderno 3672	84	80	112	36	171	107	123	140	92
Humano moderno 3673	80	68	113	47	179	105	122	127	96
Humano moderno 3674	86	70	119	40	170	110	125	138	92
Humano moderno 3675	75	77	117	36	165	109	126	136	91
Humano moderno 3676	66	66	107	48	161	99	108	123	90
Humano moderno 3677	76	69	106	42	171	103	119	129	86
Humano moderno 3678	75	68	111	48	181	105	116	130	88
Humano moderno 3679	69	71	101	48	172	102	115	131	100
Humano moderno 3682	80	73	110	44	170	104	116	134	94
Humano moderno 3683	68	77	121	37	168	116	128	147	112
Humano moderno 3684	75	71	108	49	189	104	111	131	99
Humano moderno 3686	75	72	109	41	178	106	122	134	96
Humano moderno 3689	63	67	111	41	157	101	118	125	84
Humano moderno 3690	79	77	115	40	175	112	124	131	93
Humano moderno 3691	61	72	119	40	159	103	122	147	107
Humano moderno 3692	75	75	110	43	157	105	122	141	108
Humano moderno 3694	75	77	116	41	170	108	126	147	92
Humano moderno 3699	70	71	107	45	159	103	118	130	94
Humano moderno 3700	77	68	102	41	164	103	110	127	98
Humano moderno 3701 (infantil)	71	63	104	50	166	93	106	122	97
Humano moderno 3702	77	64	108	50	180	101	117	127	88
Humano moderno 3703	75	65	102	47	182	100	106	120	85
Humano moderno 3704	82	66	105	43	167	104	110	127	89
Humano moderno 3705	81	63	104	48	165	100	112	127	94
Humano moderno 3706	81	70	111	44	181	109	114	130	96
Humano moderno 3707	88	69	112	49	185	111	115	121	89
Humano moderno 3709	84	62	109	46	174	108	115	129	97
Humano moderno 3775	74	73	118	39	159	109	125	140	100
Humano moderno 3828	80	66	110	45	180	108	119	137	93
Humano moderno 4362	76	69	119	47	173	110	125	137	83
Humano moderno 9852	72	62	104	45	162	101	109	123	80
Modjokerto (infantil)					133	<u>88</u>	<u>96</u>		<u>90</u>
Neandertal					175	111	118	138	95
Ngandong 1 lado d	51				167		<u>120</u>	131	99
Ngandong 10									<u>108</u>
Ngandong 11	70				174	111	121	136	101
Ngandong 12	63	69	106	45	168	103	112	125	95

	P	Bat	Mat	Mbat	bpc-rof	BW	FW	MW	OW
Ngandong 2						97			
Ngandong 3								134	96
Ngandong 5						102	109	126	98
Ngandong 6	75				174	108	120	136	96
Ngandong 7	66	64	102	41	161	96	107	130	92
Ngandong 9							106	125	98
Petralona	79,12	68,72	106,67	44,54		97,76	108,51	137,01	100,64
Predmost III	74	80	119	42	188	117			106
Predmost IV	69				186		128	138	102
Predmost IX	74				191		137	143	105
Predmost X	72				178	109	128	138	109
Qafzeh VI					180	118	129		114
Salé	58								
Sambungmacan 3	62				154	92	109	122	88
Sangirán 10 (<i>Pithecanthropus</i> VI)	52					84	98	121	89
Sangirán 12 (<i>Pithecanthropus</i> VII)	56				150	87	100	122	92
Sangirán 17	67				165	94	104	133	98
Sangirán 38	56				155		106	125	93
SEP 463	67,73	65,93	105,77	49,69	164,97	97,51	111,8	121,69	86,64
SEP 490	68,24	67,88	109,64	52,74	166,83	102,98	118,66	134,04	93,05
SEP 522	66,27	70,33	104,76	48,25	171,02	98,78	116,09	130,95	99,77
SEP 545	65,79	61,16	110,7	49,08	158,59	92,23	114,34	125,52	89,67
Sangirán 2 (<i>Pithecanthropus</i> II)	57				146		96	120	90
Sg 38	56				155		106	125	93
ZKD II (<i>Sinanthropus</i> II Locus DI)							99	118	97
ZKD III (<i>Sinanthropus</i> III Locus EI)	65				159	92	99,5	122	89,5
ZKD X (<i>Sinanthropus</i> X Locus LI)	70				176		112	130	86
ZKD XI (<i>Sinanthropus</i> XI Locus LII)	76				169		109	126	97
ZKD XII (<i>Sinanthropus</i> XII Locus LIII)	74				169	97	110	128	94
SINGA	80	70	110	45	170	106	120	145	101
SK 1585	48								
Skhul I	66				167			116	89
STS 60	44								
Swanscombe	67							139	94
Taung (infantil)	24								
Tesick Tas (infantil)	80	71	120	47	178	114	127	139	99
Trinil 2 (<i>Pithecanthropus</i> I)					159	91	99	125	89
Tabla A.5.1. (continuación) Medidas sobre los endocráneos de un conjunto de fósiles y humanos actuales, usando solamente puntos de la anatomía cerebral.									

Capítulo 7.

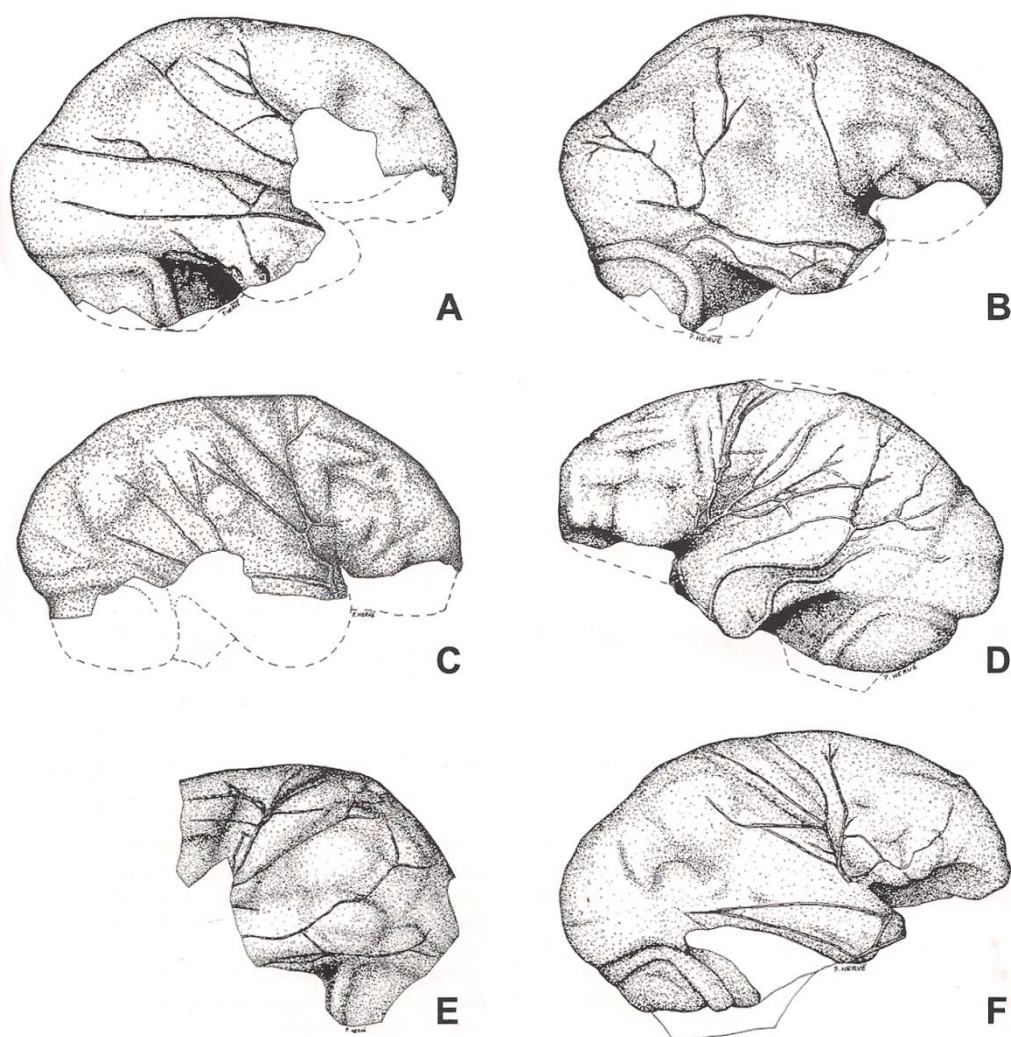


Figura A.7.1. Sistema de los vasos meníngenos medios en homínidos fósiles de Asia. A: Zhoukoudian Skull I, Locus L; B: Zhoukoudian Skull III, Locus E; C: Trinil 2; D: Sangiran 17; E: Ngandong 3; F: Ngandong 7 (sin escalar). Extraído de Grimaud-Hervé (1997).

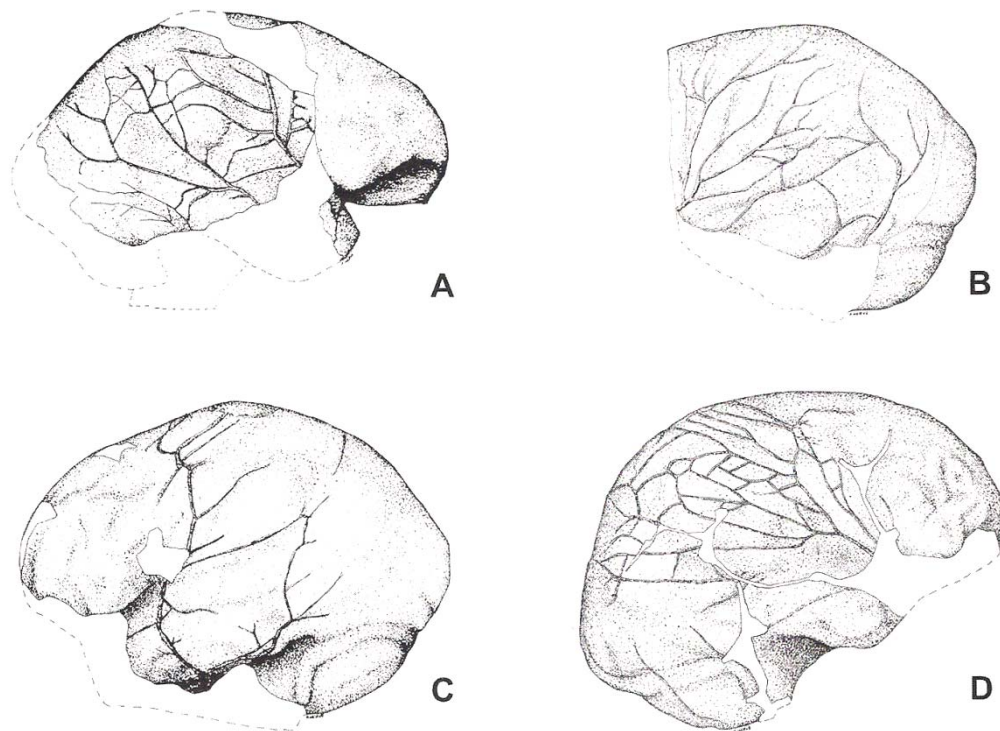
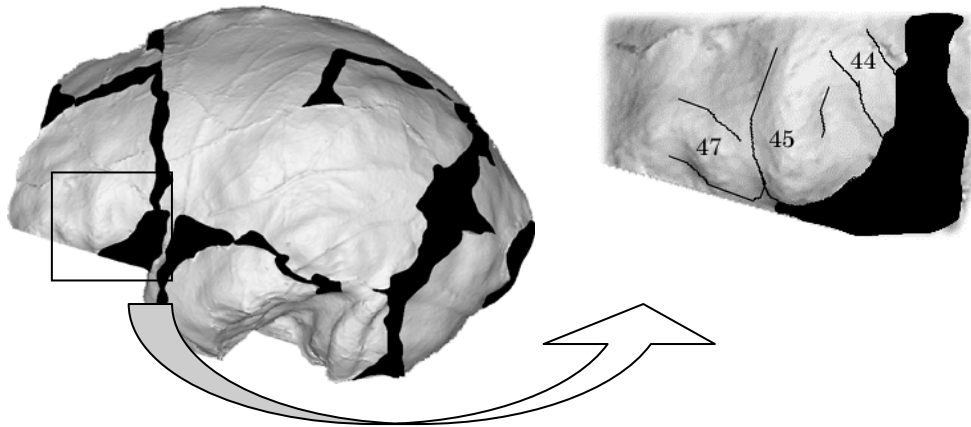


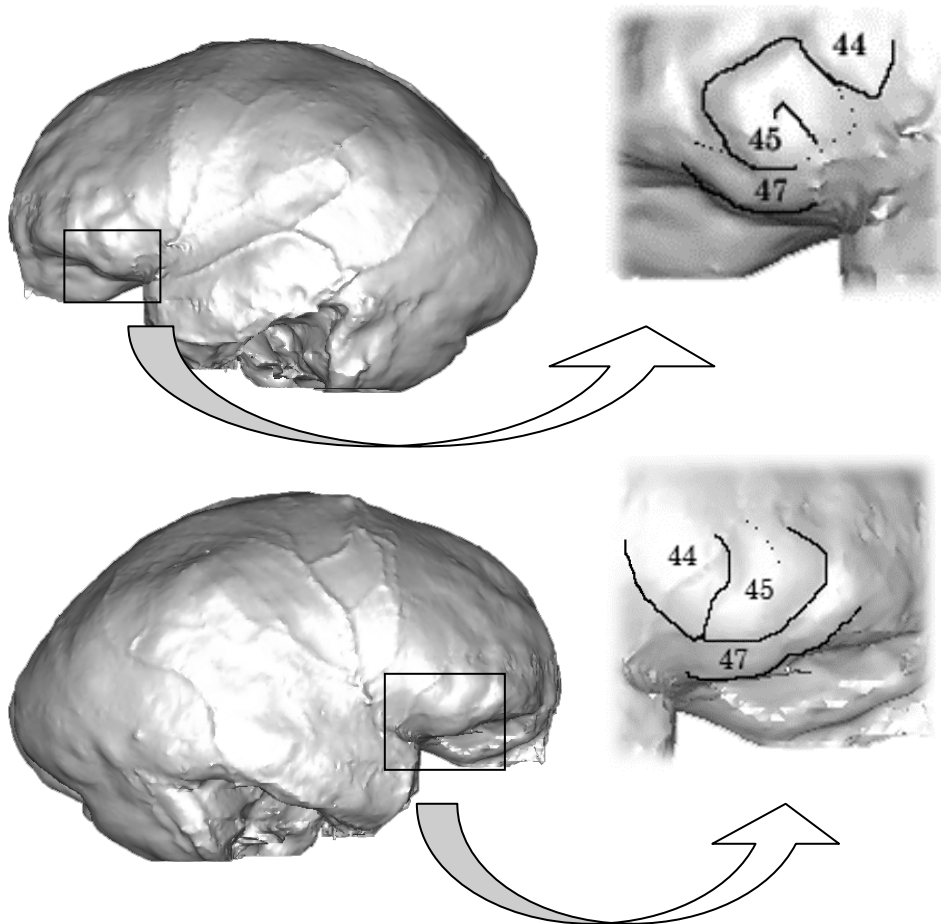
Figura A.7.2. Sistema de los vasos meníngeos medios en homínidos fósiles de Europa. A: Aragó 21,47; B: Swanscombe; C: La Ferrassie; D: Predmost 9 (sin escalar). Extraído de Grimaud-Hervé (1997).

Capítulo 8.

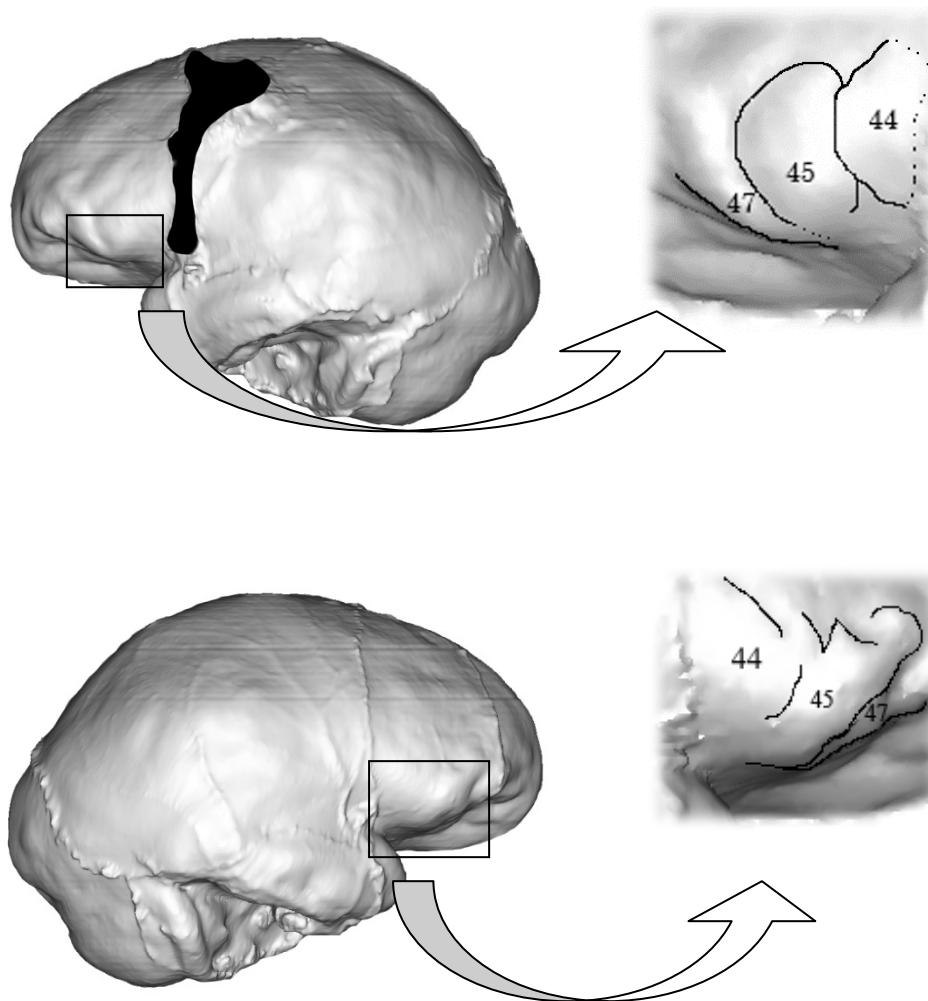
Endocráneo 3



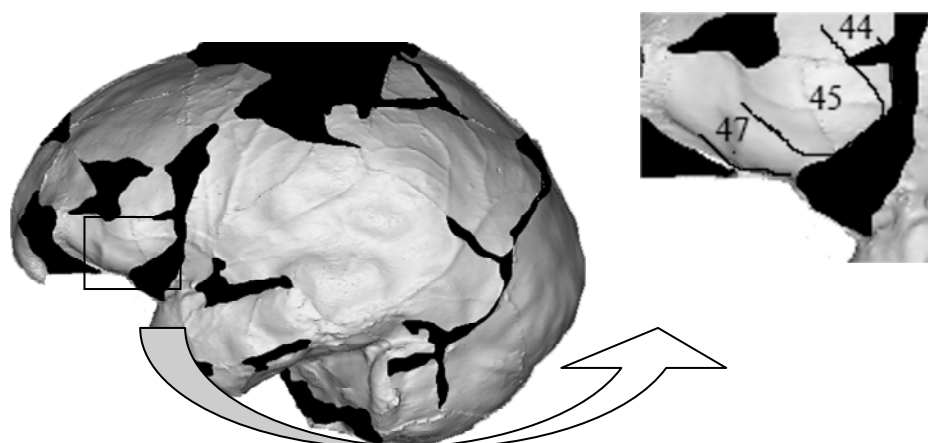
Endocráneo 4



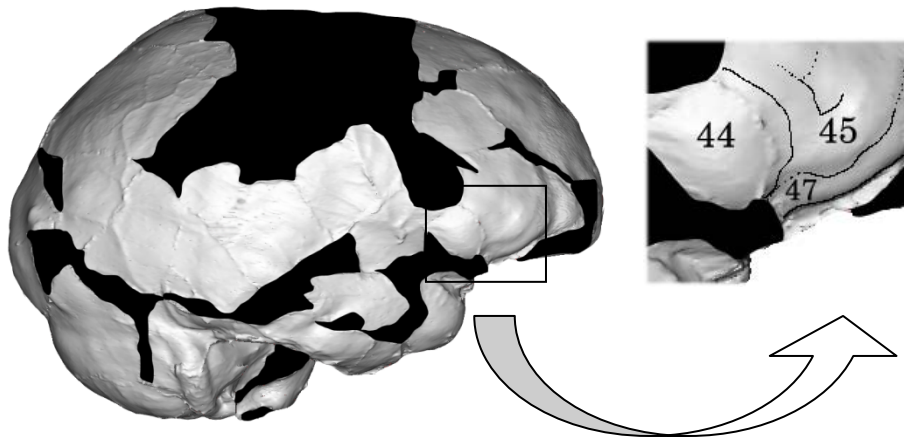
Endocráneo 5



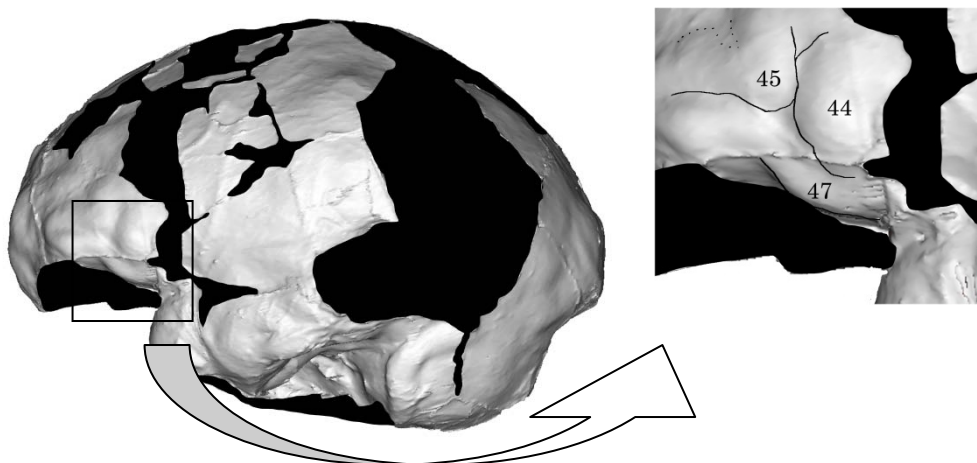
Endocráneo 6



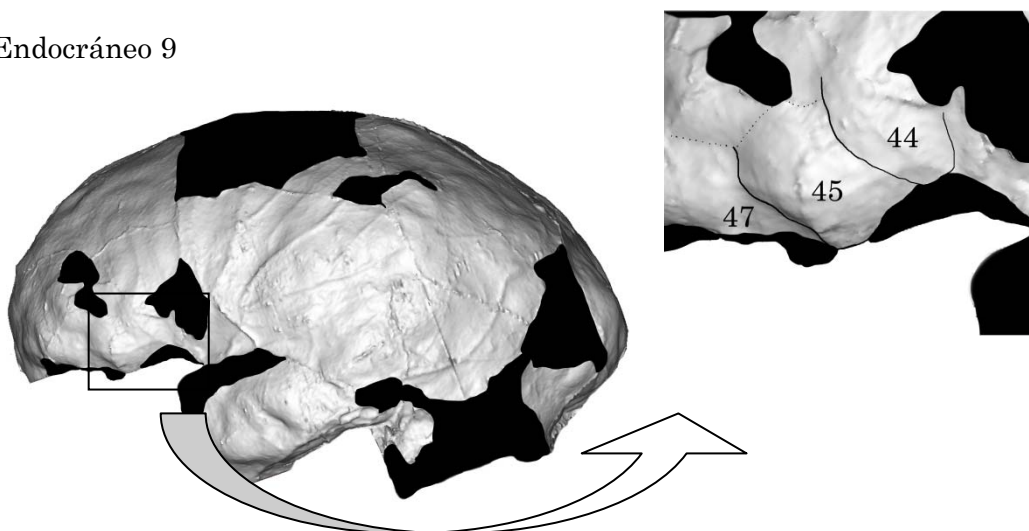
Endocráneo 6



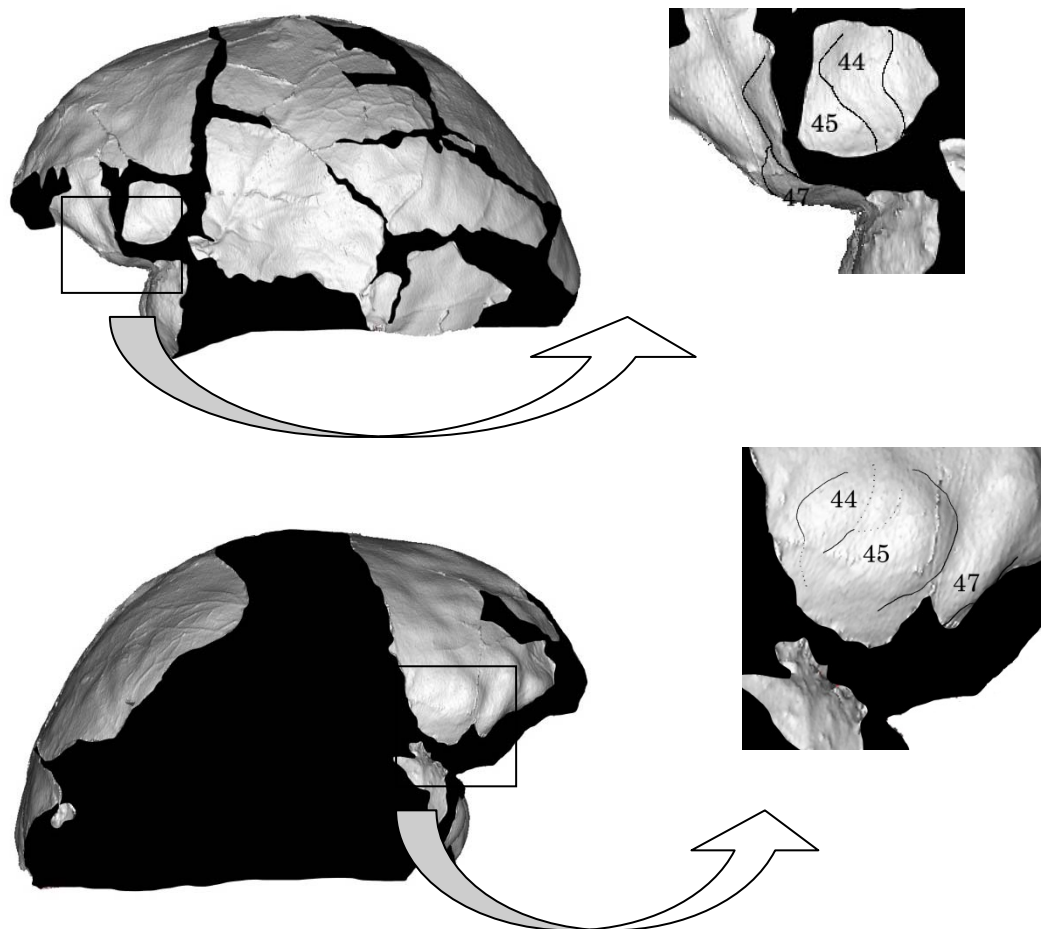
Endocráneo 7



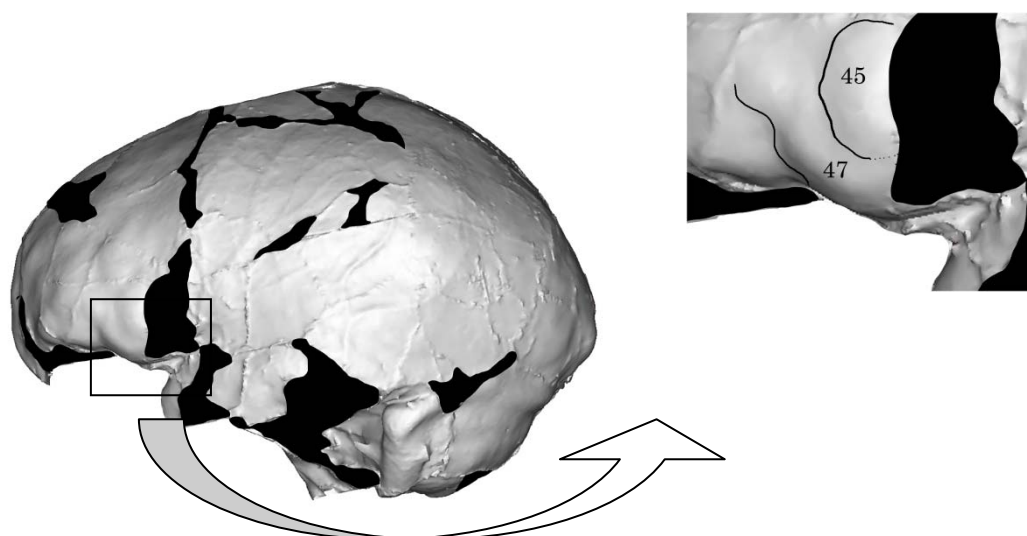
Endocráneo 9



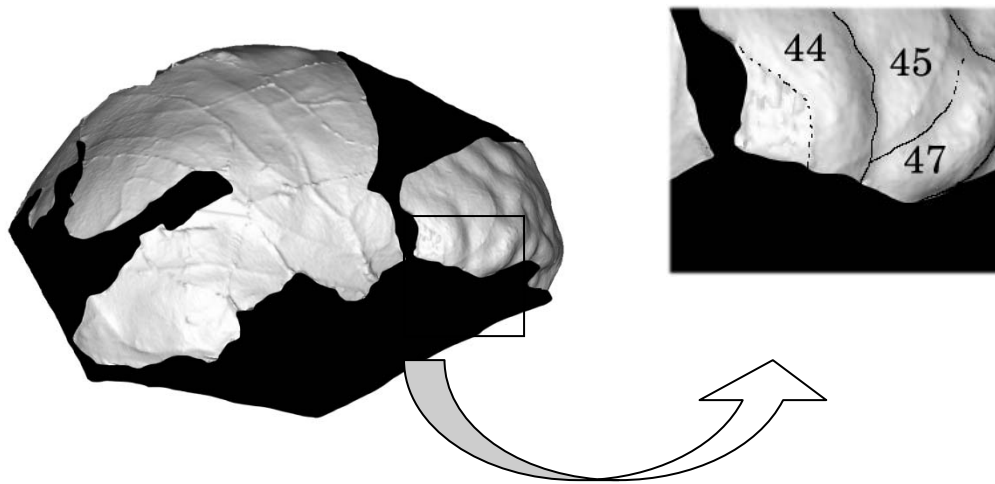
Endocráneo 10



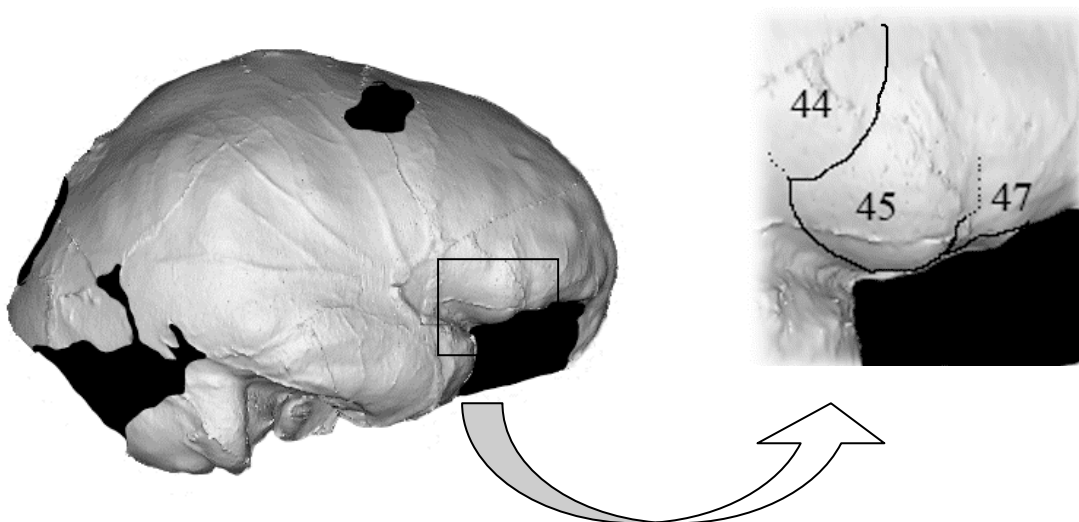
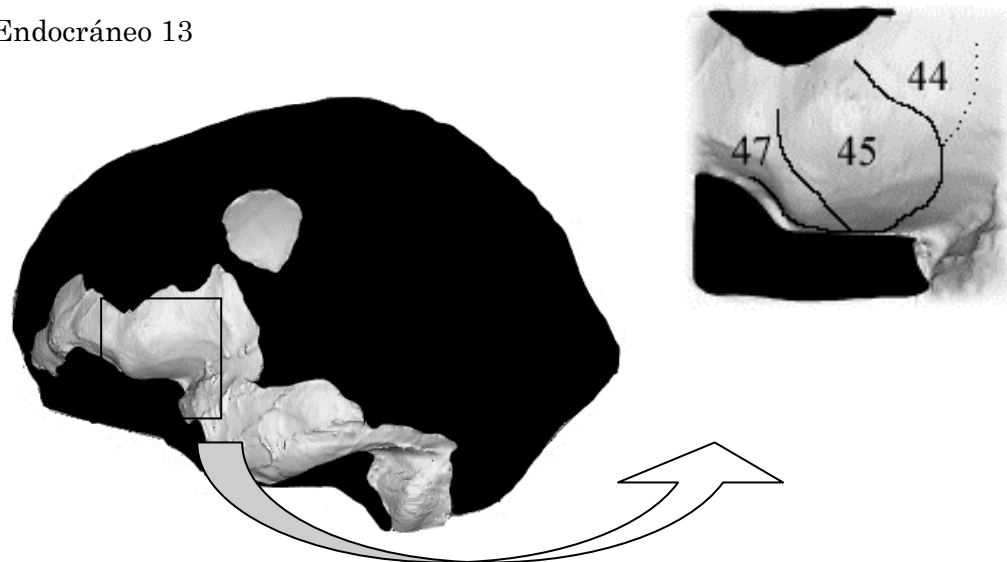
Endocráneo 11



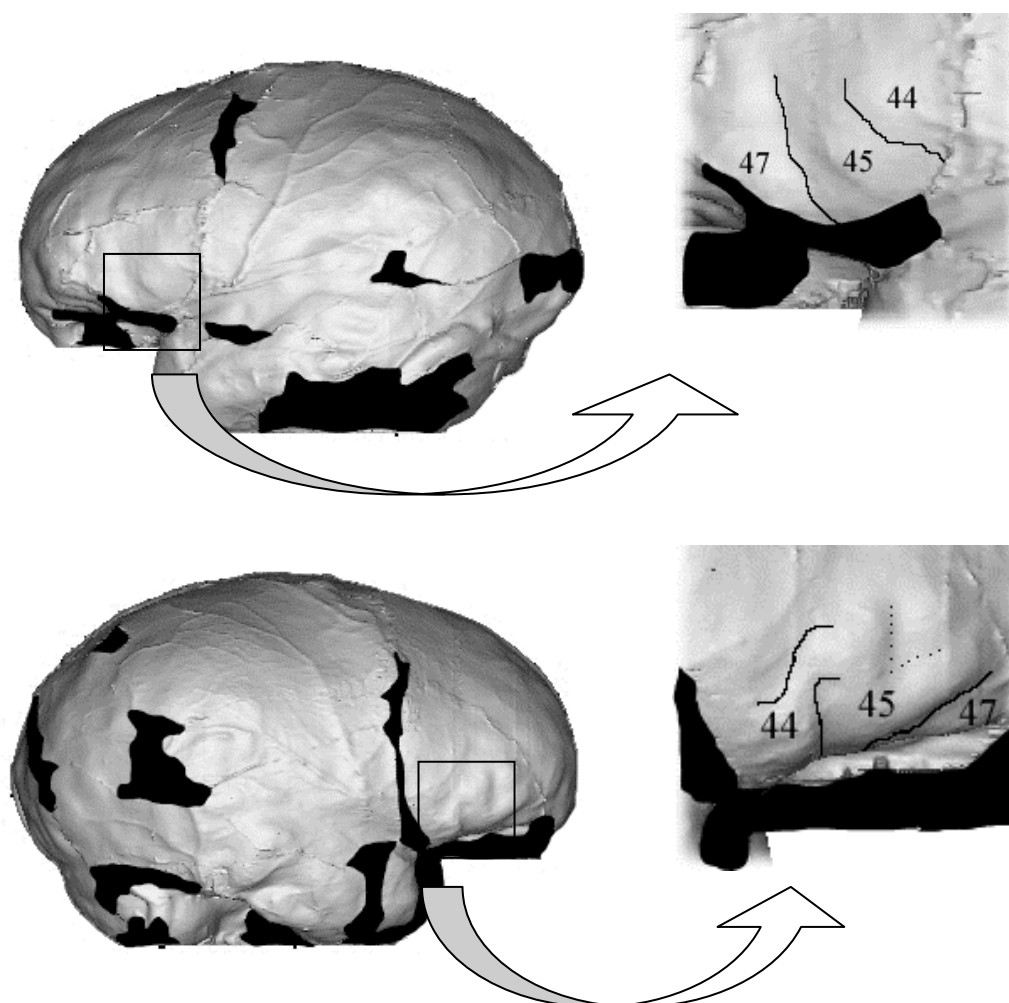
Endocráneo 12



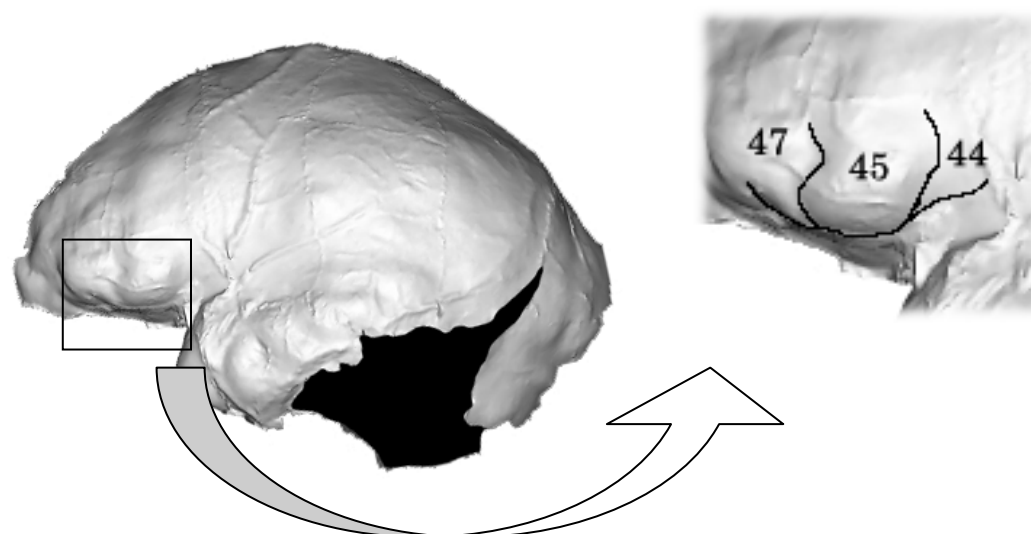
Endocráneo 13



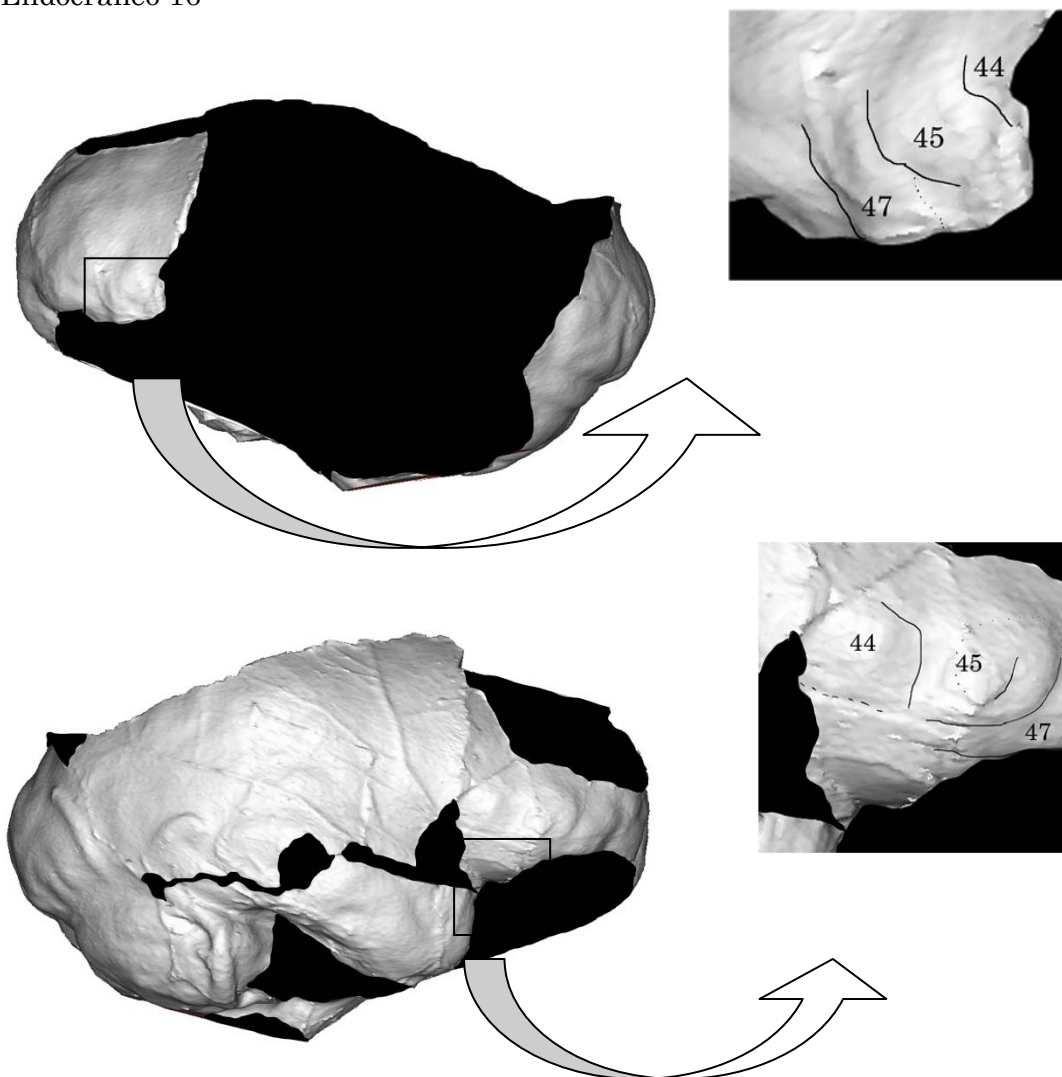
Endocráneo 14



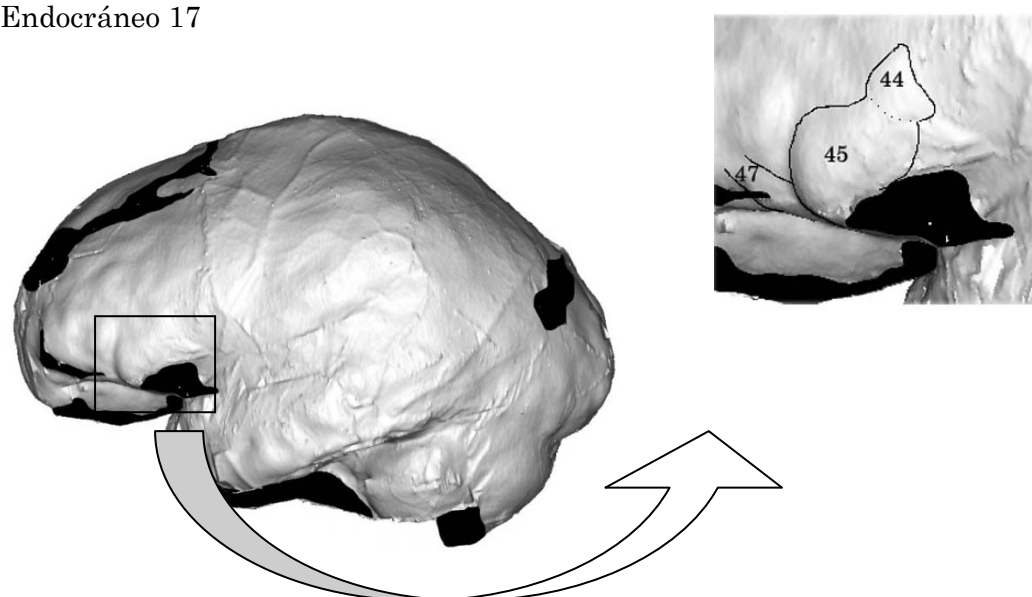
Endocráneo 15



Endocráneo 16



Endocráneo 17



Endocráneo 17

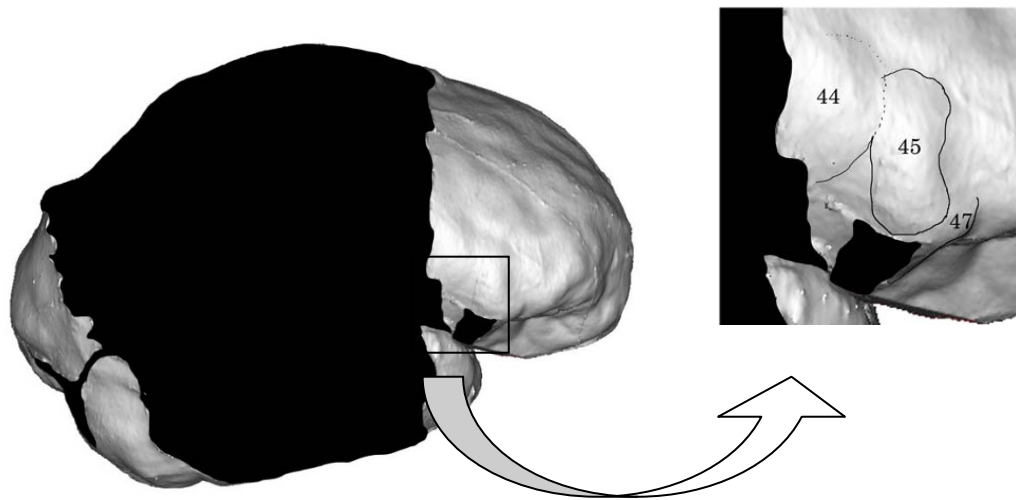


Figura A.8.1. Área de Broca en los endocráneos de La Sima de los Huesos (sin escalar).

Bibliografía

- Aboitiz, F. & Garcia, R.V. (1997). The evolutionary origin of the language areas in the human brain. A neuroanatomical perspective. *Brain Research Reviews* 25: 381-396.
- Aguirre, E. & de Lumley, M.A. (1977). Fossil men from Atapuerca, Spain: their bearing on human evolution in the Middle Pleistocene. *Journal of Human Evolution* 6: 681-688
- Aguirre, E., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M., Martínez, I. & Rosas, A. (1986). Los fósiles humanos de Ibeas (Sierra de Atapuerca, Burgos). Inventario y determinación del número mínimo de individuos. *Estudios geológicos* 42: 511–519.
- Aguirre, E., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carretero, J.M., Gracia, A., Martínez, I., Pérez, P.J. & Rosas, A. (1991). Les hominidés fossiles d'Ibeas, mise à jour de l'inventaire. *L'Anthropologie (Paris)* 95: 473–500
- Aguirre, E., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Gracia, A., Martínez, I. & Rosas, A. (1989). Human remains from Atapuerca-Ibeas (Burgos, Spain). In *Hominidae. Proceedings of the 2nd International Congress of Human Palaeontology*. (G. Giacobini, Ed.) pp. 251–255. Milano: Jaca Book.
- Aiello, L.C., & Andrews, P. (2000). Los australopitecinos en revisión. *Human Evolution* 15 (1-2):17-38.
- Amunts, K., Schleicher, A., Bürgel, U., Mohlberg, H., Uylings, H.B. & Zilles, K. (1999). Broca's region revisited: Cytoarchitecture and intersubject variability. *The Journal of Comparative Neurology* 412: 319-341.
- Amunts, K., Schleicher, A., Ditterich, A., Zilles, K. (2003). Broca's region: Cytoarchitectonic asymmetry and developmental changes. *The Journal of Comparative Neurology* 465 (1): 72-89.
- Anthony, R. (1913). L'encephale de l'homme fossile de la Quina. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 6: 117-194
- Anthony, R. (1928). *Anatomie comparée du cerveau*. Gaston Doin et Cie., Paris. Pp 359.
- Antón, S.C. (2002). Evolutionary significance of cranial variation in Asian *Homo erectus*. *American Journal of Physical Anthropology* 118: 301–323.
- Arana-Fdez. de Moya, E., Buitrago-Vera, P., Benet-Iranzo, F. & Tobarra-Pérez, E. (2006). Tomografía computerizada: introducción a las aplicaciones dentales. *Revista del Consejo de Odontólogos y Estomatólogos (RCOE)* 11: 311-322.

- Arjona, A., Delgado, F. & Fernandez-Romero, E. (2003). Intracranial hypertension secondary to giant. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry* 74: 418
- Arsuaga, J. L., I. Martínez, Gracia, A., Carretero, J. M. & Carbonell, E. (1993). Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature* 362: 534-537.
- Arsuaga, J. L., Carretero, J.M., Lorenzo, C., Gracia, A., Martínez, I., Bermúdez de Castro, J.M. & Carbonell, E. (1997a). Size variation in Middle Pleistocene humans. *Science* 277: 1086-1088.
- Arsuaga, J. L., Martínez, I., Gracia, A., Lorenzo, C. (1997b). The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution*. 33: 219-281.
- Arsuaga, J. L., Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J. M., Lorenzo, C., García, N. & Ortega, A. I. (1997c). Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). The site. *Journal of Human Evolution* 33: 109-127.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I. & Gracia, A. (2001). Analyse phylogénétique des Hominidés de la Sierra de Atapuerca (Sima de los Huesos et Gran Dolina TD-6: l'évidence crânienne. *L'Anthropologie* 105(2):161-178.
- Arsuaga, J. L., Martínez, I., Arnold, L. J., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W. D., Quam, R. M., Falgueres, C., Pantoja-Pérez, A., Bischoff, J., Poza-Rey, E., Parés, J. M., Carretero, J. M., Demuro, M., Lorenzo, C., Sala, N., Martínón-Torres, M., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Gómez-Olivencia, A., Moreno, D., Pablos, A., Shen, C.-C., Rodríguez, L., Ortega, A. I., García, R., Bonmatí, A., Bermúdez de Castro, J. M. & Carbonell, E. (2014). Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science*, 344 (6190): 1358-1363.
- Asfaw, B., Gilbert, W.H., Beyene, Y., Hartß, W.K., Rennek, P.R., WoldeGabriel, G., Vrba, E.S. & White, D. (2002). Remains of *Homo erectus* from Bouri, Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 416: 317-320.
- Bailey, D.H. & Geary, D.C. (2009). Hominid brain evolution: Testing climatic, ecological, and social competition models. *Human Nature* 20(1): 67-79.
- Balzeau, A., Grimaud-Herve, D. & Jacob, T. (2005). Internal cranial features of the Mojokerto child fossil East Java, Indonesia. *Journal of Human Evolution* 48: 535-553.

- Balzeau, A., Gilissen, E. & Grimaud-Hervé, D. (2012). Shared pattern of endocranial shape asymmetries among great apes, anatomically modern humans, and fossil hominins. *PLoS ONE* 7 (1): e29581.
- Beals, K.L., Smith, C.L. & Dodd, S.M. (1983). Climate y the evolution of brachycephalization. *American Journal of Physical Anthropology* 62: 425–437.
- Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Rosas, A., Martínez, I., & Mosquera, M. (1997). A Hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible Ancestor to Neandertals and Modern Humans. *Science* 276 (5317): 1392-1395.
- Bermúdez de Castro, J. M., Martínón-Torres, M., Sarmiento, S., Lozano, M., Arsuaga, J. L., Carbonell, E. (2003). Rates of anterior tooth wear in Middle Pleistocene hominins from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). *PNAS* 100 (21): 11992-11996.
- Bettis, E.A., Milius, A.K., Carpenter, S.J., Larick, R., Zaim, Y., Rizal, Y., Ciochon, R.L., Tassier-Surine, S.A., Murray, D., Suminto, & Bronto, S. (2009). Way out of Africa: Early Pleistocene paleoenvironments inhabited by *Homo erectus* in Sangiran, Java. *Journal of Human Evolution* 56(1): 11-24.
- Binkofski, F., Amunts, K., Stephan, K.M., Posse, S., Schormann, T., Freund, H.J., Zilles, K., & Seitz, R.J. (2000). Broca's region subserves imagery of motion: A combined cytoarchitectonic and fMRI study. *Human Brain Mapping* 11 (4): 273-285.
- Bischoff JL, Fitzpatrick JA, León L, Arsuaga JL, Falgueres C, Bahain JJ, Bullen T. (1997). Geology and preliminary dating of the hominid-bearing sedimentary fill of the Sima de los Huesos Chamber, Cueva Mayor of the Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain. *Journal of Human Evolution*. 33: 129-154.
- Bischoff, J. L., Williams, R. W., Rosenbauer, R.J., Aramburu, A., Arsuaga, J.L., García, N., Cuenca-Bescós, G. (2007). High-resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields 600-66+∞ kys: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. *Journal of Archaeological Science* 34(5): 763-770.
- Black, D. (1933a). On the Endocranial Cast of the Adolescent Sinanthropus Skull *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 112, No. 776: 263-276.

- Black, D. (1933b). The brain cast of sinanthropus—a review. *The Journal of Comparative Neurology*, 57 (2): 361–368.
- Blumenfeld, H. (2002). *Neuroanatomy through Clinical Cases*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, USA. ISBN: 0-87893-060-4. Pp 1006.
- Bookstein, F., Schäfer, K., Prossinger, H., Seidler, H., Fieder, M., Stringer, C., Weber, G.W., Arsuaga, J.L., Slice, D. E., Rohlf, F.J., Recheis, W., Mariam, A.T. , Marcus, L.F. (1999). Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern *Homo* by morphometric analysis. *The Anatomical Record (New Anat.)* 257: 217-224.
- Boule, M. (1908). L'homme fossile de la Chapelle-aux-Saints. *L'Anthropologie* (1-2): 519–525.
- Boule, M. & Anthony, R. (1911). L'encephale de l'homme fossile de La Chapelle-aux-Saints. *L'Anthropologie* 22: 129-196.
- Boule, M., & Anthony, R. (1917). Neopallial morphology of fossil men as studied from endocranial casts. *Journal of Anatomy* 51: 95–102.
- Bräuer, G., Groden, C., Groning, F., Kroll, A., Kupczik, K., Mbua, E., Pommert, A. & Schiemann, T. (2004). Virtual Study Of The Endocranial Morphology Of The Matrix-Filled Cranium From Eliye Springs, Kenya. *The Anatomical Record Part A* 276a: 113–133.
- Broadfield, D.C., Holloway, R.L., Mowbray, K., Silvers, A., Yuan, M.S. & Marquez, S. (2001). Endocast of Sambungmacan 3 (Sm 3): a new *Homo erectus* from Indonesia. *The Anatomical Record*. 262 (4): 369-79.
- Broom, R. & Schepers, G.W.H. (1946). The South African fossil ape-men: the *Australopithecinae*. Transvaal Mus. Mem. No.2. *Pretoria*, 272 pp.
- Brown, P., Sutikna, T., Morwood, M.J., Soejono, R.P., Jatmiko, Wayhu Saptomo, E., Due Awe, R., 2004. A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 431: 1055–1061
- Bruner, E. (2002). Computed tomography and paleoneurology: the Saccopastore Neandertals and brain evolution in the European Middle Pleistocene. Tesi di Dottorato in Biologia animale.
- Bruner, E. (2003). Fossil traces of the human thought: paleoneurology and the evolution of the genus *Homo*. *Rivista di Antropología. Journal of Anthropological Sciences* 81: 29-56.

- Bruner, E. (2004). Geometric morphometrics and paleoneurology: brain shape evolution in the genus *Homo*. *Journal of Human Evolution* 47: 279-303.
- Bruner, E. (2010a). Morphological differences in the parietal lobes within the human genus. *Current Anthropology*, Vol. 51, No. S1, Working Memory: Beyond Language and Symbolism. pp 77-88
- Bruner, E. (2010b). The evolution of the parietal cortical areas in the human genus: between structure and cognition. In: D. Broadfield, M. Yuan, K. Schick, N. Toth, editors. *Human Brain Evolving*. Bloomington: the Stone Age Institute. p 83–96.
- Bruner, E. & Manzi, G. (2005). CT-based description and phyletic evaluation of the archaic human calvarium from Ceprano, Italy. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* 285A(1): 643-657.
- Bruner, E., & Manzi, G. (2008). Paleoneurology of an "early" Neandertal: endocranial size, shape, and features of Saccopastore 1. *Journal of Human Evolution* 54: 729-742.
- Bruner, E. & Holloway, R.L. (2010). A bivariate approach to the widening of the frontal lobes in the genus *Homo*. *Journal of Human Evolution* 58: 138–146.
- Bruner, E. & Lozano, M. (2014). Extended mind and visuo-spatial integration: three hands for the Neandertal lineage. *Journal of Anthropological Sciences* 92: 273-280.
- Bruner, E., Manzi, G. & Passarelli, P. (2001). The 'Virtual' Endocast of Saccopastore 1. General Morphology and Preliminary Comparisons by Geometric Morphometrics, *In* : XIV International Congress of Prehistoric and Protohistoric Science. Three-Dimensional Imaging in Paleoanthropology and Prehistoric Archaeology, B. Mafart, H. Delingette, and G. Subsol, Editors. *British Archaeological Reports International Series* 1049: Liège (Belgium), September. Pp 17-24.
- Bruner, E., Averini, M. & Manzi, G. (2003a). Endocranial traits. Prevalence and distribution in a recent human population. *European Journal of Anatomy* 7(1): 23-33.
- Bruner, E., Manzi, G. & Arsuaga, J.L. (2003b). Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: Evidence from the Neandertal and modern lineages. *PNAS* 100 (26): 15335-15340.

- Bruner, E., Manzi, G. & Holloway, R.L. (2006). Krapina and Saccopastore: Endocranial Morphology in the Pre-Würmian Europeans. *Periodicum Biologorum* 108 (4): 433–441.
- Bruner, E., De La Cuétara, J.M. & Holloway, R.L. (2011). A bivariate approach to the variation of the parietal curvature in the genus *Homo*. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 294(9): 1548-1556.
- Bruner, E., Mantini, S., Perna, A., Maffei, C. & Manzi, G. (2005). Fractal dimension of the middle meningeal vessels: variation and evolution in *Homo erectus*, Neanderthals, and modern humans. *European Journal of Morphology* 42: 217 – 224.
- Bruner, E., Saracino, B., Ricci, F., Tafuri, M., Passarello, P. & Manzi, G. (2004). Midsagittal cranial shape variation in the genus *Homo* by geometric morphometrics. *Collegium Antropologicum* 28: 99–112.
- Buchholtz, E. A. & Seyfarth, E.A. (1999). History of neuroscience. The gospel of the fossil brain: Tilly Edinger and the science of paleoneurology. *Brain Research Bulletin* 48: 351-361.
- Buchholtz, E. A. & Seyfarth, E.A. (2001). The Study of “Fossil Brains”: Tilly Edinger (1897–1967) and the Beginnings of Paleoneurology. *BioScience* 51(8): 674-682.
- Bush, E.C., Simons, E.L. & Allman, J.M. (2004). High-resolution computed tomography study of the cranium of a fossil anthropoid primate, *Parapithecus grangeri*: new insights into the evolutionary history of primate sensory systems. *The Anatomical Record Part A* 281A: 1083–1087.
- Carbonell, E., & Mosquera, M. (2006). The emergence of a symbolic behaviour: the sepulchral pit of Sima de los Huesos, Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain. *Comptes Rendus Palevol. Climats-cultures-societes aux temps préhistoriques, de l'apparition des Hominidés jusqu'au Neolithique* 5 (1-2): 155-160.
- Carbonell, E., Mosquera, M., Ollé, A., Rodríguez, X.P., Sala, R., Verges, J.M., Arsuaga, J.L. & Bermúdez de Castro, J.M. (2003). Les premiers rites funéraires auraient-ils pris place a Atapuerca, il y a 340000 ans? *L'Anthropologie* 107: 1–14.

- Carlson, K.J., Stout, D., Jashashvili, T., de Ruiter, D.J., Tafforeau, P., Carlson, K. & Berger, L.R. (2011). The Endocast of MH1, *Australopithecus sediba*. *Science* 333: 1402-1407.
- Cartmill, M. & Smith, F.H. (2009). The Human Lineage (Foundations of Human Biology). Cartmill, M., & Brown, K.B. Series Editors. Hoboken, New Jersey. John Wiley & Sons. Ed. ISBN 978-0-471-21491-5. Pp 624.
- Caviness V. S., Kennedy, D. N. Jr, Richelme, C., Rademacher, J. & Filipek, P. A. (1996). The Human Brain Age 7-11 Years: A Volumetric Analysis Based on Magnetic Resonance Images. *Cerebral Cortex*, 6: 726-736
- Cervera, J., Arsuaga, J. L., Bermúdez De Castro, J. M. & Carbonell, E. (1998). Atapuerca. Un millón de años de historia. Plot Ediciones S.A. y Editorial Complutense, Madrid, pp. 238
- Chi, J.G., Dooling, E.C. & Gilles, F.H. (1977). Gyral development of the human brain. *Annals of Neurology* 1:86 –93.
- Chiarello, Ch., Welcome, S.E., Halderman, L.K., Towler, S., Julagay, J., Otto, R. & Leonard, C.M. (2009). A large-scale investigation of lateralization in cortical anatomy y word reading: Are there sex differences? *Neuropsychology*, 23 (2):210-222.
- Chui, H.C., & Damasio, A.R. (1980). Human cerebral asymmetries evaluated by computed tomography. *Journal of Neurology, Neurosurgery, y Psychiatry*, 43:873-878.
- Collard, M. (2002). Grades and transitions in human evolution. *Proceedings of the British Academy*, 106, 61-100. The British Academy.
- Connolly, C.J. (1950). External morphology of the primate brain. First Edition. Charles C. Thomas Publisher. Springfield, Illinois (USA)
- Conroy, G. C., Weber, G. W., Seidler, H., Tobias, P., Kane, A. , Brunsden, B., (1998). Endocranial Capacity in an Early Hominid Cranium from Sterkfontein, South Africa. *Science* 280(5370): 1730-1731.
- Conroy, G., Falk, D., Guyer, J., Weber, G.W., Seidler, H. , Recheis, W., (2000a). Endocranial capacity in Sts 71 (*Australopithecus africanus*) by three-dimensional computed tomography. *The Anatomical Record*, 258(4): 391-396.
- Conroy, G., Weber, G.H., Seidler, H., Recheis, W., Nedden, D.Z. & Mariam, J.H. (2000b). Endocranial capacity of the Bodo cranium determined from three-

- dimensional computed tomography. *American Journal of Physical Anthropology*, 113(1): 111-118.
- Coqueugniot, H., Jacob, T. & Hublin, J.-J. (2001). Révision de l'âge individuel de l'enfant de Modjokerto (Java, Indonésie). *Les Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*. N.s., 13: 164
 - Coqueugniot, H., Hublin, J.-J., Veillon, F., Houet, F. & Jacob, T. (2004). Early brain growth in *Homo erectus* and implications for cognitive ability. *Nature*.;431:299-302
 - Corruccini, R.S. (1975). Multivariate analysis in biological anthropology: some considerations. *Journal of Human Evolution*, 4: 1-19.
 - Coward, F & Gamble, C. (2008). Big brains, small worlds: material culture and the evolution of the mind. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363: 1969–1979
 - Cubí i Soler, M. (1853). *La frenología y sus glorias: lecciones de frenología, ilustradas con profusión de auténticos retratos y otros diseños por el propagador de la frenología en España*. Editorial: Hispana, Barcelona. 1160 pp.
 - Cunningham, D.J. (1892). *Contributions to the Surface Anatomy of the Cerebral Hemispheres*. Dublin, Ireland: Academy House. 418 pp.
 - Dart, R. (1925). *Australopithecus africanus: the man-ape of South Africa*. *Nature* 115:195-9.
 - de Lumley, M.A. (1973). *Anténéandertaliens et Néandertaliens du Bassin Méditerranéen Occidental Européen*. Mémoire n° 2. CNRS, Marseille, France. 626 pp.
 - de Lumley, M.A., Grimaud-Hervé, D., Tianyuan, L., XiaoBo, F. & Zhenghua, W. (2008). Les crânes d'*Homo erectus* du site de l'Homme de Yunxian, Quyanhekou, Quingqu, Yunxian I et Yunxian II, Province du Hubei, République Populaire de Chine in "Le site de l'Homme de Yunxian. Quyanhekou, Quingqu, Province du Hubei." CNRS éditions et Éditions Recherche sur les civilisations (Dir. H. de Lumley et Li Tianyuan) : 381-466.
 - de Sousa, A. & Wood, B.A. (2006). The Hominin Fossil Record And The Emergence Of The Modern Human Central Nervous System. In *Evolution Of Nervous Systems*, Vol. 4: The Evolution Of Primate Nervous Systems. Pages, 291-336. Editor-in-Chief: Jon H. Kaas. ISBN: 978-0-12-370878-6. Academic Press. 1 edition

- Dean, D., Hublin, J.-J., Holloway, R.L. & Ziegler, R. (1998). On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany. *Journal of Human Evolution* 34(5): 485-508.
- Dorus, S., Vallender, E.J., Evans, P.D., Anderson, J.R., Gilbert, S.L., Mahowald, M., Wyckoff, G.J., Malcom, C.M. & Lahn, B.T. (2004). Accelerated Evolution of Nervous System Genes in the Origin of *Homo sapiens*. *Cell* 119:1027-1040.
- Doyon, D., Laval-Jeantet, M., Halimi, P.H., Cabanis, E.A. & Frijia, J. (1995). *Manual de Tomografía Axial Computadorizada*. Masson. 424 pp.
- Dubois, E. (1897). Ueber die Abhangigkeit des Hirngewichtes von der Korpergrosse bei den Saugetieren. *Arch. Anthropol.* 25: 1-28.
- Dubois, E., (1924a). On the principal characters of the cranium and the brain, the mandible and the teeth of *Pithecanthropus erectus*. — Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Amsterdam, 27 (3,4): 265-278.
- Dubois, E., (1924b). Figures of the calvarium and endocranial cast, a fragment of the mandible and three teeth of *Pithecanthropus erectus*. — Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Amsterdam, 27 (5, 6): 459-464.
- Dubois, E., (1935). On the gibbon-like appearance of *Pithecanthropus erectus*. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Amsterdam, 38(6): 578-585
- Eisenberg, J. E. (1981). *The Mammalian Radiations: An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation, and Behavior*. The University of Chicago Press; First Edition. 610 pp.
- Elton, S., Bishop, L.C. & Wood, B. (2001). Comparative context of Plio-Pleistocene hominin brain evolution. *Journal of Human Evolution* 41:1-27.
- Emery, N.J. & Clayton, N.S. (2004). The Mentality of Crows: Convergent Evolution of Intelligence in Corvids and Apes. *Science*, 306 (5703): 1903-1907.
- Enlow, D.H. & Hans, M.G. (1996). *Essentials of facial growth*. W.B. Saunders Company, Philadelphia, London, New York. 303 pages
- Escobar, V. & Aristizabal, E. (2005). *Sistemas de reconstrucción tridimensional (3D), programa de ingeniería biomédica*. Escuela de Ingeniería de Antioquía-Instituto de Ciencias de la Salud.

- Falk, D. (1980). A Reanalysis of the South African Australopithecine Natural Endocasts. *American Journal of Physical Anthropology*. 52: 525-539.
- Falk, D. (1987). Hominid paleoneurology. *Annual Review of Anthropology* 16: 13-30.
- Falk, D. (1989). Reassessment of the Taung early hominid from a neurological perspective. *Journal of Human Evolution* 18:485-492.
- Falk, D. (2009). Brain Evolution: The Radiator Theory, In L. R. Squire (Ed-in-Chief), *Encyclopedia of Neuroscience*, Oxford: Academic Press, 2:347-352.
- Falk, D. & Clarke, R. (2007). Brief communication: New reconstruction of the Taung endocast. *American Journal of Physical Anthropology* 134(4): 529-534.
- Falk, D. & Clarke, R. (2012). Letter to the editor: Response to Holloway & Broadfield's critique of our reconstruction of the Taung virtual endocast. *American Journal of Physical Anthropology*, 148 (3):483-485.
- Falk, D., Redmond, J., John, C., Guyer, J., Conroy, C., Recheis, W., Weber, G.W. & Seidler, H. (2000). Early hominid brain evolution: a new look at old endocasts. *Journal of Human Evolution*, 38:695-717.
- Falk, D., Hildebolt, C., Smith, K., Morwood, M., Sutikna, T., Brown, P., Jatmiko, Wayhu Saptomo, E., Brusden, B. & Prior, F. (2005). The Brain of LB1, *Homo floresiensis*. *Science*, 308: 242-245.
- Falk, D., Hildebolt, C., Smith, K., Morwood, M.J., Sutikna, T., Jatmiko, Wayhu Saptomo E. & Prior, F. (2009). LB1's virtual endocast, microcephaly, and hominin brain evolution. *Journal of Human Evolution*, 57(5):597-607.
- Falk, D., Zollikofer, C. P. E., Morimoto, N. & Ponce de Leon, M. S. (2012). Metopic suture of Taung *Australopithecus africanus* and its implications for hominin brain evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109 (22): 8467-8470
- Flores-Lázaro, J-C., & Ostrosky-Solís, F. (2008). Neuropsicología de Lóbulos Frontales, Funciones Ejecutivas y Conducta Humana. *Revista Neuropsicología, Neuropsiquiatría y Neurociencias*. 8(1): 47-58
- Foundas, A.L., Leonard, C.M., Gilmore, R.L., Fennell, E.B. & Heilman, K.M. (1996). Pars triangularis asymmetry y language dominance. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93:719-722.

- Foundas, A.L., Eure, K.F., Luevano, L.F. & Weinberger, D.R. (1998). MRI Asymmetries of Broca's Area: The Pars Triangularis and Pars Opercularis. *Brain and Language* 64 (3): 282-296.
- Fuster, J.M. (2008). The Prefrontal Cortex. Academic Press, London. (Fourth Edition). 424 pages. ISBN-13: 978-0123736444 ISBN-10: 0123736447
- Gabounia, L., Vekua, A., Lordkipanidze, D., Swisher, Iii, Carl, K. C., Ferring, R., Justus, A., Nioradze, M., Tvalcrelidze, M., Anton, S., Bosinski, G., Joris, Ol, Lumley, M.-A. De, Majsuradze, G. and Mouskhelishvili, A., (2000). Earliest Pleistocene Hominid Cranial Remains from Dmanisi, Republic of Georgia: Taxonomy, Geological Setting, and Age. *Science*, 288 (5468): 1019-1025.
- Galaburda, A.M., LeMay, M., Kemper, T.L. & Geschwind, N. (1978). Right-left asymmetries in the brain. *Science*, 199:852-856.
- García-González, R. (2013). Estudio comparativo de los patrones de crecimiento y desarrollo corporal en humanos actuales y fósiles a partir del análisis de los huesos largos. Departamento de Ciencias Históricas y Geografía. Universidad de Burgos. Tesis doctoral.
- Gayon, J. (2000). History of the concept of allometry. *American Zoologist*, 40:748-758.
- Geschwind, N. & Levitsky, W. (1968). Human Brain: Left-right asymmetries in temporal speech region. *Science*, 161:186-187.
- Gilissen, E. (2001). Structural symmetries and asymmetries in human and chimpanzee brains. In: *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*. (Falk, D. & Gibson, K., Eds) Pp. 187-215. Cambridge University Press, United Kindong. pp. 344.
- Gingerich, P.D. & Martin, R.D. (1981). Cranial morphology and adaptations in Eocene Adapinae II. The Cambridge skulls of *Adapis parisiensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 56: 235-257.
- Goldman, C. A., Snell, R.R., Thomason, J.J. & Brown, D.B. (1990). Principles of allometry. In: *Tested studies for laboratory teaching*. Volume 11. (C. A. Goldman, Editor). Proceedings of the Eleventh Workshop/Conference of the Association for Biology Laboratory Education (ABLE). Pages 43-72. Chapter 4.
- Gracia, A. (1991). Impresiones endocraneales del hombre de Ibeas. In: R. Calderón & E. Rebato Eds. Universidad del País Vasco, Bilbao, pp. 351-360

- Gracia, A., Arsuaga, J.L., Martínez, I., Lorenzo, C., Carretero, J.M., Bermúdez de Castro, J.M. & Carbonell, E. (2009). Craniosynostosis in the Middle Pleistocene human Cranium 14 from the Sima de los Huesos, Atapuerca, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106 (16):6573-8.
- Gray, H. (1995). *Gray's Anatomy*. 15 th Edition. Pickering Pick, T & Howden, R. Editors. New York, Barnes & Nobles. 1096 pp.
- Grimaud-Herve, D. (1994). Evolution of the Javanese fossil hominid brain. *Cour Forsch Inst Senckenberg*, 171:61–68.
- Grimaud-Hervé, D. (1997). L'évolution de l'encéphale chez l'*Homo Erectus* et l'*Homo sapiens*. *Les cahiers de Paléanthropologie*, CNRS Eds. 420 pp.
- Grimaud-Herve, D. (1998). Le moulage endocrânien de l'hominide Arago 21 et 47. *L'Anthropologie*, 102:21–34.
- Grimaud-Herve, D., Lordkipanidze, D., de Lumley, M.A. & Gabounia, L., (2006). Etude preliminaire des endocrânes de Dmanissi : D 2280 et D 2282. *L'Anthropologie*, 110(5): 732-765.
- Grimaud-Herve, D. & Lordkipanidze, D. (2010). The Fossil Hominid Brains of Dmanisi: D2280 and D2282. Chapter 5. In: *The human brain evolving: paleoneurological studies in honor of Ralph L. Holloway*. Schick, K., Broadfield, D., Toth, N. & Yuan, M. Eds, Number 4: Stone Age Institute Publication Series. Pp. 59-82
- Grodzinsky, Y. & Santi, A. (2008). The battle for Broca's region. *Trends in Cognitive Sciences*, 12:474-480.
- Guisande, C., Barreiro, A., Maneiro, I., Rivero, A., Vergara, R. & Vaamonde, A. (2006). *Tratamiento de datos*. Ed. Díaz de Santos, SA. Madrid. España. 378 pp.
- Gunz, P. & Harvati, K. (2007). The Neanderthal “chignon”: Variation, integration, and *Homology*. *Journal of Human Evolution*, 52 :262-274
- Gunz, P. & Harvati, K. (2011). Integration and *Homology* of “Chignon” and “Hemibun” Morphology. In *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe: One Hundred Fifty Years of Neanderthal Study, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. S. Condemi and G.-C. Weniger (eds.). Chapter 17, Pp 193-202., Springer Science+Business Media. DOI 10.1007/978-94-007-0492-3_17

- Gunz, P., Bookstein, F.L., Mitteroecker, P., Stadlmayr, A., Seidler, H. & Weber, G.W. (2009a). Early modern human diversity suggests subdivided population structure and a complex out-of-Africa scenario. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106 (15): 6094–6098.
- Gunz, P., Mitteroecker, P., Neubauer, S., Weber, G.W. & Bookstein, F.L. (2009b). Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *Journal of Human Evolution*, 57: 48–62.
- Gunz, P., Neubauer, S., Golovanova, L., Doronichev, V., Maureille, B. & Hublin, J.-J. (2012). A uniquely modern human pattern of endocranial development. Insights from a new cranial reconstruction of the Neandertal newborn from Mezmaiskaya. *Journal of Human Evolution*, 62(2): p. 300-313.
- Hare, B. & Tomasello, M. (2005). Human-like social skills in dogs? *Trends in Cognitive Sciences*, 9 (9): 439-444.
- Haroun, A., Mahafza, A., Al Najjar, M. (2007). Arachnoid granulations in the cerebral dural sinuses as demonstrated by contrast-enhanced 3D magnetic resonance venography. *Surgical and Radiologic Anatomy*, 29 (4): 323-328.
- Hawks, J.D., & Wolpoff, M.H. (2001). The Accretion Model of Neandertal Evolution. *Evolution and Human Behavior*, 55:1474-1485.
- Heim, J.L. (1976). Les hommes fossiles de La Ferrassie. Tome 1: le gisement, les squelettes adultes (crâne et squelette du tronc). Mémoire 35. Archives de l'Institut de paléontologie humaine. Paris (France).
- Hofman, M.A. (2001). Brain evolution in hominids: are we at the end of the road?. In: D. Falk & K. R. Gibson, eds. *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, pp113-127
- Holloway, R.L. (1970). Australopithecine endocast (Taung specimen 1924): a new volume determination. *Science*, 168: 966–968.
- Holloway, R.L. (1972). New australopithecine endocast, SK 1585, from Swartkrans, South Africa. *American Journal of Physical Anthropology*, 37:173-186.
- Holloway, R.L. (1973) Endocranial Volumes of Early African Hominids, and Role of Brain in Human Mosaic Evolution. *Journal of human evolution*, 2: 449-459.

- Holloway, R.L. (1980). Indonesian "Solo" Ngandong endocranial reconstructions: some preliminary observations and comparisons with Neandertal and *Homo erectus* groups. *American Journal of Physical Anthropology*, 53:285-295.
- Holloway, R. L. (1981). Volumetric and asymmetry determinations on recent hominid endocasts: Spy I and II, Djebel Ihroud I, and the Sale *Homo erectus* specimens, with some notes on Neanderthal brain size. *American Journal of Physical Anthropology* 55(3):385-393.
- Holloway, R.L. (1983). Human paleontological evidence relevant to language behavior. *Human Neurobiology*, 2: 105-14.
- Holloway, R.L. (1996). Evolution of the Human Brain, In A. Lock & C. R. Peters, eds. *Handbook of Human Symbolic Evolution*. Blackwell Publishers, Oxford. ISBN-10: 0631216901. 912 pp.
- Holloway, R.L. (2009). Brain Fossils: Endocasts. In: Squire LR (ed.) *Encyclopedia of Neuroscience*, Volume 2, pp. 353-361. Oxford: Academic Press.
- Holloway, R.L. & Post, D.G. (1982). The relativity of relative brain measures and hominid mosaic evolution. In: Armstrong E, Falk D (eds). *Primate brain evolution: methods and concepts*. Plenum, New York, pp 57-76.
- Holloway, R.L. & Broadfield, D. (2012). Reply to Falk & Clarke on Taung virtual endocast midline and volume. *American Journal of Physical Anthropology*, 149 (3):326.
- Holloway, R.L., Yuan, M.S. & Broadfield, D. C (2004). The Human Fossil Record: Brain Endocasts: The Paleoneurological Evidence. Volume 3. Schwartz, J., & Tattersall, I., (eds). New York. John Wiley & Sons Publishers. ISBN: 9780471418238. 315 pp.
- Holloway, R.L., Sherwood, C.C., Hof, P.R. & Rilling, J.K. (2009). Evolution of the Brain. In: *Humans Paleoneurology. The New Encyclopedia of Neuroscience*, pp. 1326-1334. Springer Berlin Heidelberg.
- Hopkins, W.D., Cantalupo, C. & Taglialatela, J. (2007). Handedness is associated with asymmetries. In: *Gyrification of the cerebral cortex of chimpanzees*. *Cerebral Cortex* 17:1750-1756.
- Howells, W.W. (1980). Regional differences in cranial shape- a simple method of inspection. *Acta II Symposium de Antropología Biológica de España, Oviedo*. Pp 702-713.

- Hoyte, D. (1997). Growth of the cranial base. In: Fundamentals of Craniofacial Growth. A. D. Dixon, et al., (eds). Chapter 11. CRC-Press, Florida.
- Hublin, J. J. (1988). Les plus anciens représentants de la lignée préneandertalienne. In L'Homme de Néandertal, 3: L'Anatomie. E. Trinkaus, Ed. pp. 81–94. Liège: Eraul.
- Hublin, J. J. (1996). The first Europeans. Archaeology, 49: 36–44.
- Hublin, J. J. (2001) Northwestern African Middle Pleistocene hominids and their bearing on the emergence of *Homo sapiens*. In: L. Barham and K. Robson-Brown (eds.), Human Roots. Africa and Asia in the Middle Pleistocene. CHERUB, Western Academic and Specialist Press Lmtd: Bristol, pp 99-121.
- Hugdahl, K. (2005). Symmetry y asymmetry in the human brain. European Review 13:119–133.
- Hutsler, J. & Galuske, R. (2003). Hemispheric asymmetries in cerebral cortical networks. Trends in Neurosciences 26 (8): 429-35.
- Indriati, E., & Antón, S.C. (2010). The calvaria of Sangiran 38, Sendangbusik, Sangiran Dome, Java. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology* 61:225-243.
- Jeffery, N. (2002). Differential regional brain growth and rotation of the prenatal human tentorium cerebelli. Journal of Anatomy, 200: 135–144.
- Jerison, H. J. (1973). Evolution of the brain and Intelligence. London, Academic Press. Jerusalem. Israel Program for Scientific Translations. 309 pp.
- Jerison, H.J. (1982). The Evolution of Biological Intelligence. In : Handbook of Human Intelligence. R. J. Sternberg, ed. Part 4. The Phylogeny and Ontogeny of Intelligence. Chapter 12. pp. 723-791. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jiing-Yih Lai, J.-L. & Chia-Yu Yao, D. (1999). Three-dimensional CAD model reconstruction from image data of computer tomography. International Journal Of Imaging Systems And Technology 10:328-338.
- Jiménez-Castellanos, J. (1981). Fundamentos morfológicos de la tomografía axial computarizada cráneo-encefálica. Secretariado de Publicaciones de la Universidad de Sevilla. 197 pp. ISBN: 84-7405-201-7.
- Jung, P., Baumgartner, U., Stoeter, P. & Treede, R.-D. (2009). Structural and functional asymmetry in the human parietal opercular cortex. Journal of Neurophysiology, 101:3246-3257.

- Kalat, J. W. (2004). *Psicologia Biologica* - 8^a Ed., Thomson Paraninfo, S.A. 506 pp. ISBN: 9788497322850
- Kappers, C.U.A. (1929). The evolution of the nervous system in invertebrates, vertebrates and man. Haarlem, Erven F. Bohn. 8vo., 335 pp,
- Kappers, C.U.A. (1936). The endocranial casts of the Ehringsdorf and *Homo soloensis* skulls. *Journal of Anatomy*, 71: 61–76.
- Kappers C.U.A. & Bouman, K.H. (1939). Comparison of the endocranial casts of the *Pithecanthropus erectus* skull found by Dubois and von Koenigswald's *Pithecanthropus* skull. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 42: 30–40.
- Keith, A. (1938). Sir Grafton Elliot Smith. *The British Medical Journal*. 1 (4032): 845
- Kidder, J.H. & Durband, A.C. (2004). A re-evaluation of the metric diversity within *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution*, 46:297-313.
- Knecht, S., Dräger, B., Deppe, M., Bobe, L., Lohmann, H., Floel, A., Ringelstein, E.B. & Henningsen, H. (2000). Handedness and hemispheric language dominance in healthy humans. *Brain*, 123 (12): 2512-2518.
- Kringelbach, M. L. (2005). The orbitofrontal cortex: Linking reward to hedonic experience. *Nature Reviews Neuroscience*, 6: 691-702.
- Kubo, D., Kono, R.T., Saso, A., Mizushima, S., Suwa, G. (2008). Accuracy and precision of CT-based endocranial capacity estimations: a comparison with the conventional millet seed method and application to the Minatogawa 1 skull. *Anthropological Science*, 116(1): 77-85.
- Laitman, J. T. (2004). New eyes for old bones: the power of virtual study of the fossil hominid from Eliye Springs, Kenya, by ct-based 3d reconstruction. *The Anatomical Record Part B: New Anat*, 278b: 2–3.
- Le Floch-Prigent, P. (1989). Scannographie du crâne de Pétralona: coupes systématiques dans les trois plans. I: Résultats morphologiques. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2*, 309:1855-1862.
- Le Gross Clark, W.E. (1964). The endocranial cast of the Swanscombe bones, *In* The Swanscombe skull : a survey of research on a Pleistocene site. C. D. Ovey, ed. Vol. 20. Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland, London.

- Leach, J.L., Jones, B.V., Tomsick, T.A., Stewart, C.A. & Balko, M.G. (1996). Normal appearance of arachnoid granulations on contrast-enhanced CT and MR of the brain: differentiation from dural sinus disease. *American Journal of Neuroradiology*, 17:1523–1532.
- Leach, J.L., Meyer, K., Jones, B.V. & Tomsick, T.A. (2008). Large arachnoid granulations involving the dorsal superior sagittal sinus: findings on mr imaging and MR venography. *American Journal of Neuroradiology*, 29: 1335-1339.
- LeMay, M. (1976). Morphological cerebral asymmetries of modern man, fossil man, and nonhuman primate. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 280(1): 349-366.
- LeMay, M. (1977). Asymmetries of the skull and handedness. *Journal of the Neurological Sciences*, 32:243–253.
- LeMay, M. (1982) Asymmetries of the brains and skulls of nonhuman primates. *In* *Primate Brain Evolution, Methods and concepts* Armstrong, E. & Falk, D. (Eds.) New York & London: Plenum Press, Pp. 263-278.
- LeMay, M. (1984). Radiological, developmental, and fossil asymmetries. *In* *Cerebral Dominance: The Biological Foundations* . Geschwind, N. & Galaburda, A.M. ed. Chapter 3. Pp. 26-42
- Lenroot, R.K. & Giedd, J.N. (2006). Brain development in children and adolescents: Insights from anatomical magnetic resonance imaging. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. Review, 30:718–729
- Levy, J. (19779. The mammalian brain and the adaptive advantage of cerebral asymmetry. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 299:264-272.
- Lieberman, D. E. (1995). Testing hypotheses about recent human evolution from skulls: integrating morphology, function, development and phylogeny. *Current Anthropology*, 36:159:197.
- Lieberman, D.E., Pearson, O.M. & Mowbray, K.M. (2000). Basicranial influence on overall cranial shape. *Journal of Human Evolution*, 38(2): 291-315.
- Liu, W., Zhang, Y. & Wu, X. (2005). Middle Pleistocene human cranium from Tangshan (Nanjing), Southeast China: A new reconstruction and comparisons with *Homo erectus* from Eurasia and Africa. *American Journal of Physical Anthropology*, 127(3):253-262.

- Lordkipanidze, D., Abesalom, R.F., Vekua, G., Rightmire, P., Zollikofer, C.P.E., Ponce de León, M.S., Agustí, J., Kiladze, G., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M. & Tappen, M. (2006). A fourth hominin skull from Dmanisi, Georgia. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 288A:1146-1157.
- Lorenzo, C., Carretero, J. M., Arsuaga, J.L., Gracia, A. & Martinez, I. (1998). Intrapopulational body size variation and cranial capacity variation in Middle Pleistocene humans. The Sima de los Huesos sample (Sierra de Atapuerca, Spain). *American Journal of Physical Anthropology*, 106: 19-33.
- Lozano-Ruiz, M. (2000). Estrías culturales en la superficie vestibular de la dentición anterior de los individuos de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos). *Revista Española de Antropología Biológica*, 2: 39-50.
- Lozano, M. (2001). Estrías culturales en la superficie vestibular de la dentición anterior de los individuos de la Sima de los Huesos Sierra de Atapuerca, Burgos. *Revista Española de Antropología Biológica*, 22: 39-50.
- Lozano, M. (2005). Estudio del desgaste a nivel microscópico de los dientes anteriores de los homínidos del yacimiento pleistocénico de Sima de los Huesos Sierra de Atapuerca, Burgos. Tarragona: Ph.D. Historia, Historia de l'Art i Geografia. Universitat Rovira i Virgili. 239 pp.
- Lozano, M. (2012). Lateralidad manual de *Homo heidelbergensis*: La Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos) In: *Creatividad y Neurociencia cognitiva*. Perote Alejandro, A. y Martín-Loeches Garrido, M. coord . Ediciones Fundación Tomás Pascual y Pilar Gómez-Cuétara. Pp.171-183
- Lozano-Ruiz, M., Bermúdez de Castro, J.M., Martinon-Torres, M. & Sarmiento, S. (2004). Cutmarks on fossil human anterior teeth of the Sima de los Huesos Site (Atapuerca, Spain) . *Journal of Archaeological Science*, 31 (8): 1127-1135.
- Lozano, M., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E., & Arsuaga, J. L. (2008). Non-masticatory uses of anterior teeth of Sima de los Huesos individuals (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 55 (4): 713-728.
- Lozano, M., Mosquera, M., Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L. & Carbonell, E. (2009). Right handedness of *Homo heidelbergensis* from Sima de los Huesos, Atapuerca (Spain)500,000 years ago. *Evolution and Human Behavior*, 30(5): 369-376.

- Lyttelton, O.C., Karama, S., Ad-Dab'bagh, Y., Zatorre, R.J., Carbonell, F., Worsley, K. & Evans, A.C. (2009). Positional y surface area asymmetry of the human cerebral cortex. *NeuroImage*, 46:895-903.
- MacKinnon, I.L., Kennedy, J.A. & Davis, T.V. (1956). The estimation of skull capacity from roentgenologic measurements. *The American journal of roentgenology, radium therapy, and nuclear medicine*, 76: 303- 310.
- Manzi, G., Gracia, A. & Arsuaga, J.L. (2000). Cranial discrete traits in the Middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). Does hypostosis represent any increase in "ontogenetic stress" along the Neanderthal lineage? *Journal of Human Evolution*, 38:425-446.
- Manzi, G., Bruner, E., Capraseca, S., Gualdi, G. & Passarelli, P. (2001). CT-scanning and virtual reproduction of the Saccopastore Neandertal crania. *Rivista di Antropologia*, 79: 61-72.
- Martin, D.H. (1912). L'Homme fossile Moustérien de La Quina. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 9:389 -424.
- Martin, D.H. (1923). L'Homme fossile de La Quina. *Archives de Morphologie*. Pp 108-114. Librairie Octave Doin, Paris.
- Martin, R.D. (1981). Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates. *Nature*, 293:57–60
- Martin, R. D. (1990). *Primate Origins and Evolution: A Phylogenetic Reconstruction*. London: Chapman & Hall. 804 pp. ISBN: 9780691085654
- Martínez, I. & Arsuaga, J.L. (1985). Restos humanos neurocraneales del yacimiento de Atapuerca (Pleistoceno Medio): Estudio Preliminar. *Actas IV Congreso Español de Antropología Biológica*. Barcelona, Sociedad Española de Antropología Biológica. Pp 513-522.
- Martínez, I., & Arsuaga, J.L. (1997). The temporal bones from Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). A phylogenetic approach. *Journal of Human Evolution*, 33:283–318.
- Martinez, I., Rosa, M., Arsuaga, J.L., Jarabo, P., Quam, R., Lorenzo, C., Gracia, A., Carretero, J.M., Bermúdez de Castro, J.M. & Carbonell, E. (2004). Auditory capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(27): 9976-9981.

- Martín-Loeches, M., Casado, P. & Sel, A. (2008). La evolución del cerebro en el género *Homo*: la neurobiología que nos hace diferentes. *Revista de Neurología*, 46 (12):731-741
- Martín-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Gómez-Robles, A., Prado-Simón, L. & Arsuaga, J.L. (2012). Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *Journal of Human Evolution*, 62: 7-58.
- Mathias, R.A., Fu, W., Akey, J.M., Ainsworth, H.C., Torgerson, D.G., Ruczinski, I., Sergeant, S., Barnes, K.C. & Chilton, F.H. (2012). Adaptive evolution of the FADS gene cluster within Africa. *PLoS ONE* 7(9): e44926.
doi:10.1371/journal.pone.0044926
- Mazurier, A., Volpato, V. & Macchiarelli, R. (2006). Improved noninvasive microstructural analysis of fossil tissues by means of SR-microtomography. *Applied Physics A: Materials Science & Processing*, 83:229-233.
- McDonald, C. & Murray, R.M. (2004). Magnetic resonance imaging and phenotypes. *In* *Neurodevelopment and Schizophrenia*. J.L.K. Macheri S. Keshavan, Robin M. Murray, Editors. Cambridge University Press: Cambridge. Pp. 488. ISBN 0521823315.
- McHenry, H.M. (1994). Early hominid postcrania: phylogeny and function. *In* *Integrative Paths to the past: palaeoanthropological advances in honor of F. Clark Howell* (Corruccini, R.S. & Ciochon, R.L. eds), pp. 251-268. Englewood Cliffs: Prentice Hall.
- McHenry, H.M., & Coffing, K. (2000). *Australopithecus* to *Homo*: transformations in body and mind. *Annual Review of Anthropology*, 29:125–46.
- Meyer, M., Fu, Q., Aximu-Petri, A., Glocke, I., Nickel, B., Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Bermudez de Castro, J.M., Carbonell, E. & Pääbo, S. (2014). A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos. *Nature*, 505:403–406
- Morwood, M.J., Soejono, R.P., Roberts, R.G., Sutikna, T., Turney, C.S.M., Westaway, K.E., Rink, W.J., Zhao, J.-x., Van den Bergh, G.D., Due Awe, R., Hobbs, D.R., Moore, W.M., Bird, M.I. & Fifield, L.K. (2004). Archaeology and age of a new hominin from Flores in eastern Indonesia. *Nature*, 431: 1087–1091.

- Mounier, A. (2012). Définition du taxon *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908: analyse phénétique du massif facial supérieur des fossils du genre *Homo* du Pléistocène moyen. Bulletin et Memoires de la Societe d'Anthropologie de Paris (2011) 23:115-151
- Neubauer, S., Gunz, P., Mitteroecker, P. & Weber G. W. (2004). Three-dimensional digital imaging of the partial *Australopithecus africanus* endocranium MLD 37/38. Canadian Association of Radiologists 55(4): 271-278.
- Pacchioni, A. (1705). Dissertatio epistolaris de glandulis conglobatis durae meningis humanae, indeque ortis lymphaticis ad piam meningem productis. Romae: typis Io. Francisci Buagni. 32 pp
- Peña-Melián, A., Rosas, A., García-Tabernero, A., Bastir, M. & De La Rasilla, M.(2011). Paleoneurology of two new Neandertal occipitals from El Sidrón (Asturias, Spain) in the Context of *Homo* endocranial evolution. The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology, 294(8):1370-1381.
- Piveteau, M.J. (1970). La morphologie encéphalique de l'Homme de La Ferrassie I. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, 271:176-179.
- Platzer, W. (1995). Aparato Locomotor, *In* Atlas de anatomia para estudiantes y médicos. Kahle W., Leonhardt H. & Platzer W. (Eds)., Ediciones Omega, S.A. Barcelona. 475 pp. ISBN: 9788498351255
- Ponce De Leon, M. S., & Zollikofer, C.P.E. (1999). New Evidence from Le Moustier 1: Computer-Assisted Reconstruction and Morphometry of the Skull. The Anatomical Record , 254: 474-489
- Porter, A.M.W. (2002). Estimation of body size and physique from hominin skeletal remains. *Homo*, 53:17–38.
- Poza-Rey, E.M. & Arsuaga, J.L. (2009). Reconstitution 3D par Computerized-tomography (CT) et endocrâne virtuel du crâne 5 du site de la Sima de Los Huesos (Atapuerca). In Les Premiers habitants de l'Europe. (Colloque C13, Lisbonne 2006). L'Anthropologie, 113(1): 211-221.
- Poza-Rey, E.M. & Arsuaga, J.L. (2011). Development and applications of the computed tomography in the study of the human fossil crania. Chapter 7. In Computational Paleontology. A.M.T. Elewa, eds. Pp. 111-145. Springer

- Prossinger, H., Seidler, H., Wicke, L., Weaver, D., Recheis, W., Stringer, C. & Müller, G.B. (2003). Electronic removal of encrustations inside the steinheim cranium reveals paranasal sinus features and deformations, and provides revised endocranial volume estimation. *The Anatomical Record (Part B: New Anat)*, 273b:132-142.
- Radinsky, L. (1968). A new approach to mammalian cranial analysis, illustrated by examples of prosimian primates. *Journal of Morphology*, 124:167-180.
- Rightmire, G.P. (1988). *Homo erectus* and later Middle Pleistocene Humans. *Annual Review of Anthropology*, 17:239-59.
- Rightmire, G.P. (1996). The human cranium from Bodo, Ethiopia: evidence for speciation in the Middle Pleistocene?. *Journal of Human Evolution*, 31:21-39.
- Rightmire, G.P. (1998). Human evolution in the Middle Pleistocene: The role of *Homo heidelbergensis*. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 6:218-227.
- Rightmire, G.P. (2004). Brain size and Encephalization in Early to Mid-Pleistocene *Homo*. *American Journal of Physical Anthropology*, 124:109-123.
- Rightmire, G.P. (2008). *Homo* in the Middle Pleistocene: Hypodigms, variation, and species recognition. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 17:8-21.
- Rodriguez, L. (2013): Estudio biomecánico de los huesos largos del esqueleto apendicular de los homínidos del Pleistoceno Medio de la Sima de los Huesos, Sierra de Atapuerca (Burgos): Implicaciones paleobiológicas y filogenéticas. Tesis Doctoral.
- Rosas, A., Peña-Melián, A., García-Tabernero, A., Bastir, M., De La Rasilla, M. & Fortea, J. (2008). Endocranial occipito-temporal anatomy of SD-1219 from the Neandertal El Sidrón site (Asturias, Spain). *The Anatomical Record*, 291:502–512.
- Roth, G. & Dicke, U. (2005). Evolution of the brain and intelligence. *TRENDS in Cognitive Sciences*, 9(5):250-257.
- Ruff, C.B. & Walker, A. (1993). The body size and body shape of KNM-WT 15000. In: *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Walker A, Leakey R, editors. Cambridge:Harvard University Press. p 234–265.

- Ruff, C.B, Trinkaus, E. & Holliday, T.W. (1997): Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*. *Nature*, 387: 173-176.
- Sahin, B. (2012). Anthropometry of the intracranial volume. In *Handbook of anthropometry. Physical measures of human form in health and disease*. Chapter 27. Victor R. Preedy, Editor. Springer, New York. Pp 517-530.
- Schäfer, K., Seidler, H., Bookstein, F., Prossinger, H., Falk, D. & Conroy, G. (2001). Exo-and endocranial morphometrics in mid-Pleistocene and modern humans. *In Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*. Falk, D. & Gibson, K. (Eds.). Cambridge University Press, United Kingdom. Pp 290-304.
- Schoenemann, P.T., Budinger, T.F., Sarich, V.M. & Wang, W.S. (2000). Brain size does not predict general cognitive ability within families. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(9):4932-4937.
- Schoenemann, P. T., Gee, J., Avants, B., Holloway, R., Monge, J. & Lewis, J., (2007). Validation of Plaster Endocast Morphology Through 3D CT Image Analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, 132: 183–192.
- Schwartz, J.H., & Tattersall, I. (1996). Significance of some previously unrecognized apomorphies in the nasal region of *Homo neanderthalensis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93:10852–10854.
- Seidler, H., Falk, D., Stringer, C., Wilfing, H., Müller, G.B., zur Nedden, D., Weber, G.W., Reicheis, W. & Arsuaga, J.L. (1997). A comparative study of stereolithographically modelled skulls of Petralona and Broken Hill: implications for future studies of Pleistocene Medio hominid evolution. *Journal of Human Evolution* , 33 (6): 691-703
- Semendeferi, K., & Damasio, H. (2000). The brain and its main anatomical subdivisions in living hominoids using magnetic resonance imaging. *Journal of Human Evolution*, 38:317-332.
- Semendeferi, K., Damasio, H., Randall, F. & Van Hoesen, G.W. (1997). The evolution of the frontal lobes: a volumetric analysis based on three-dimensional reconstructions of magnetic resonance scans of human and ape brains. *Journal of Human Evolution*, 32(4): 375-388.
- Semendeferi, K., Armstrong, E., Schleicher, A., Zilles, K. & Hoesen, G.W.V. (2001). Prefrontal cortex in humans and apes: A comparative study of area 10. *American Journal of Physical Anthropology*, 114: 224 - 241.

- Semendeferi, K., Lu, A., Schenker, N. & Damasio, H. (2002). Humans and great apes share a large frontal cortex. *Nature*, 5: 272 - 276.
- Sergi, S. (1919). Metodo per la determinazione dei panni del cranio. *Rivista di Anthropologie* 23: 241-4.
- Shellshear J.L. & Smith, E. (1934). A comparative study of the endocranial cast of *Sinanthropus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, 223: 469-487.
- Shen, G., Ku, T.L., Cheng, H., Edwards, R.L, Yuan, Z. & Wang, Q. (2001). High-precision U-series dating of Locality 1 at Zhoukoudian, China. *Journal of Human Evolution*, 41(6):679-688.
- Shepur, M.P., Magi, M., Nanjundappa, B., Havaladar, P.P., Gogi, P. & Saheb, S.H. (2014). Morphometric analysis of endocranial capacity. *International Journal of Anatomy and Research*, 2(1): 242-48.
- Sherwood CC, Broadfield, D.C., Holloway, R.L., Gannon, P.J. & Hof, P.R. (2003). Variability of Broca's area *Homologue* in African great apes: Implications for language evolution. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 271A (2): 276 – 285.
- Simmons, K. (1942) Capacities by both plastic and water techniques with linear measurements of the Reserve Collection; white and Negro. *Human Biology* 14: 473–498.
- Sir Grafton Elliot Smith, F.R.S. (1937). *Nature* 139 (3506): 57-60
- Smith, G.E. (1928). Endocranial cast obtained from the Rhodesian skull. In *Rhodesian man and associated remains*. London: Trustees of the British Museum of Natural History. Pp. 51-58
- Smith, R.J. (1996). Biology and body size in human evolution: statistical inference misapplied. *Current Anthropology*, 37 (3):451–60
- Smith, T.M., Tafforeau, P., Reid, D.J., Grün, R., Eggins, S., Boutakiout, M. & Hublin, J-J. (2007). Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(15): 6128-6133.
- Spoor, F., Zonneveld, F.W. & Macho, G.A. (1993). Linear measurements of cortical bone and dental enamel by computed tomography: applications and problems. *American Journal of Physical Anthropology*, 91:469-484.

- Spoor, F., Jeffery, N. & Zonneveld, F. (2000). Imaging skeletal growth and evolution. *In* Development, growth, and evolution. Paul O'Higgins & Martin J. Cohn (eds.). Elsevier Science & Technology Books. (Linnean Society Symposium Series). Chapter 6. Pp 124-153
- Springer, S. & Deutsch, G. (1989). Left brain, right brain. Third ed. New York: W.H. Freeman and Company. 368 pp.
- Stringer, C. B. (1983a). The status of *Homo heidelbergensis* (Schoetensack 1908). *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 21(3): 101-107.
- Stringer, C.B. (1983b). Some further notes on the morphology and dating of the Petralona hominid. *Journal of Human Evolution*, 12(8):731-742.
- Stringer, C. B. (1985). Middle Pleistocene hominid variability and the origin of Late Pleistocene humans. *In* *Ancestors: The Hard Evidence*. E. Delson, (Ed.) pp. 289–295. New York: Alan R. Liss.
- Stringer, C. B. (1991). *Homo erectus* et “*Homo sapiens* archaïque”. Peut-on définir *Homo erectus*? *In* *Aux Origines des Homo sapiens*. Hublin, J. J. & Tillier, A. M., (Eds). Pp. 49–74. Paris: Presses Universitaires de France.
- Stringer, C. B. (1993). Secrets of the Pit of the Bones. *Nature* 362, 501–502.
- Stringer, C. B. & McKie, R. (1996). African Exodus. The origin of modern humanity. Jonathan Cape Ed. London. 282 pp. ISBN-10: 0805058141
- Stringer, C. B. & Hublin, J.-J. (1999). New age estimates for the Swanscombe hominid, and their significance for human evolution. *Journal of Human Evolution*, 37(6): 873-877.
- Stuss, D.T. & Knight R.T. (Eds.) 2002. Principles of frontal lobe function. New York: Oxford University Press. Pp 640. ISBN- 978-0-19-513497-1
- Symington, J. (1916). Endocranial casts and brain form: a criticism of some recent speculations. *Journal of Anatomy and Physiology*, 50:111–130.
- Teszner, D., Tzavaras, A., Gruner, J. & Hecaen, H. (1972) L'asymetrie droite-gauche du planum temporale: a propos de l'etude anatomique de 100 cerveaux. "Revue neurologique, 126: 444-449.
- Theunissen, B. (1989). Eugene Dubois & the ape-man from Java: the history of the first missing link and its discoverer. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers. Pp 216.

- Thompson, J. L., & Illerhaus, B. (1998). A new reconstruction of the Le Moustier 1 skull and investigation of internal structures using 3-D-[M μ]CT data. *Journal of Human Evolution*, 35(6):647-665.
- Tobias, P.V. (1964). The Olduvai Bed I hominine with special reference to its cranial capacity. *Nature*, 202: 3-4.
- Tobias, P.V. (1971). *The Brain in Hominid Evolution*. New York: Columbia University Press. 204 pp.
- Tobias, P.V. (1987). The Brain of *Homo habilis*: a new level of organization in cerebral evolution. *Journal of Human Evolution*, 16: 741-761.
- Tobias, P.V. (2001). Re-creating ancient hominid virtual endocasts by CT-scanning. *Clinical Anatomy*, 14: p. 134-141.
- Todd, W.T. (1937). The scientific influence of Sir Grafton Elliot Smith. *American Anthropologist*, 39:523-526.
- Toga, A. W. & Thompson, P. M. (2003). Mapping brain asymmetry. *Nature Reviews Neuroscience*, 4(1): 37-48.
- Toledano, A., Álvarez, M.I., López-Rodríguez, A.B., Toledano-Díaz, A. & Fernández-Verdecia, C.I. (2012) ¿Existe la enfermedad de Alzheimer en todos los primates? Afección de Alzheimer en primates no humanos y sus implicaciones fisiopatológicas (I). *Neurología*, 27(6): 354-369.
- Trinkaus, E., & LeMay, M. (1982) Occipital bunning among later Pleistocene hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 57:27-35.
- Turner, L. (1961). The structure of arachnoid granulations with observations on their physiologic and pathological significance. *Annals of The Royal College of Surgeons of England*, 29:237-264.
- Valenzuela, H.O. (2009). *Un Mundo para derechos. Un tema de lateralidad*. Tesis doctoral. Universidad Pedagógica Nacional Francisco Morazán (Honduras).
- Van Tiggelen, R. (2001). Since 1895, orthopaedic surgery needs x-ray imaging: a historical overview from discovery to computed tomography. *Journal Belge de Radiologie - Belgisch Tijdschrift voor Radiologi*, 84: 204-213.
- Vandermeersch, B. (1985). The origin of Neandertals. *In* *Ancestors: The Hard Evidence*. Delson, E. (Ed.). New York: Alan R. Liss. pp. 306-309.

- Vannucci, R.C., Barron, T.F. & Holloway, R.L. (2011). Craniometric ratios of microcephaly and LB1, *Homo floresiensis*, using MRI and endocasts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(34): 14043–14048
- Vekua, A., Lordkipanidze, D., Rightmire, G.P., Agusti, J., Ferring, R., Maisuradze, G., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., De Leon, M.P., Tappen, M., Tvalchrelidze, M. & Zollikofer, C. (2002). A new skull of early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Science*, 297(5578): 85-89.
- Vlcek, E. (1993). *Fossile Menschenfunde von Weimar-Ehringsdorf Stuttgart - Theiss*. ISBN 3-8062-1098-5
- Vrba, E. S. (1998). Multiphasic growth models and the evolution of prolonged growth exemplified by human brain evolution. *Journal of Theoretical Biology*, 190 (3):227-239.
- Watkins, K.E., Paus, T., Lerch, J.P., Zijdenbos, A., Collins, D.L., Neelin, P., Taylor, J., Worsley, K.J. & Evans, A.C. (2001). Structural asymmetries in the human brain: a voxel-based statistical analysis of 142 MRI scans. *Cerebral Cortex*, 11:868-877
- Weaver, A. (2001). The cerebellum and cognitive evolution in pliocene and pleistocene hominids. Ph.D. Dissertation, The University of New Mexico, Albuquerque. 309 pp
- Weber, G.W. (2001). Virtual anthropology (VA): A call for Glasnost in Paleoanthropology. *The Anatomical Record (new Anat)*, 265:193-201.
- Weber, G. W., Recheis, W., Scholze, T. & Seidler, H. (1998) Virtual anthropology (VA): methodological aspects of linear and volume measurements - first results. *Collegium Antropologicum*, 22: 575-583.
- Weber, G.W., Schäfer, K., Prossinger, H., Gunz, P., Mitteröcker, P. & Seidler, H. (2001). Virtual Anthropology: the digital evolution in Anthropological Sciences. *Journal of Physiological Anthropology and Applied Human Science*, 20:69-80.
- Weidenreich, F. (1936). Observations on the form and proportions of the endocranial casts of *Sinanthropus pekinensis*, other hominids and the great apes: a comparative study of brain size. *Palaeontologia sinica. Series D*, 7(4). p 50.

- Weidenreich, F. (1937). The relation of *Sinanthropus pekinensis* to *Pithecanthropus*, *Javanthropus* and Rhodesian Man. The Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland, 67:51-65.
- Weidenreich, F. (1943). The Skull of *Sinanthropus pekinensis*: a comparative study on a primitive hominid skull. Palaeontologia Sinica, Series D, Whole Series No. 127, 1-484 pp
- Weidenreich, F. (1947). Some particulars of skull and brain of early hominids and their bearing on the problem of the relationship between man and anthropoids. American Journal of Physical Anthropology, 5 (4):387-427.
- Weidenreich, F. (1951). Morphology of Solo Man. Anthropological papers of the American Museum of Natural History, 43 (3): 207-290.
- Wickett, J.C., Vernon, P.A. & Lee, D.H. (1994). In vivo brain size, head perimeter, and intelligence in a sample of healthy adult females. Personality and Individual Differences, 16: 831-838.
- Widiyanto, H. (2001). The perspective on the evolution of Javanese *Homo erectus* based on morphological and stratigraphic characteristics. In Sangiran: Man, Culture and environment in Pleistocene Times. Proceedings of the International Colloquium on Sangiran, Solo-Indonesia, 21st-24th September 1998. Editors Truman Simanjuntak, Bagyo Prasetyo, Retno Handini. Yayasan Obor Indonesia. 442 páginas. ISBN- 979-464-382-7
- Widiyanto, H. & Zeitoun, V. (2003). Morphological description, biometry and phylogenetic position of the skull of Ngawi 1 (east Java, Indonesia). International Journal of Osteoarchaeology, 13(6): 339-351.
- Williams, M.F. (2002). Primate encephalization and intelligence. Medical hypotheses, 58:284-290.
- Wilson, J.T. (1936). Sir Grafton Elliot Smith. A biographical sketch of his earlier career. Journal of Anatomy, 71(1): 1-6.
- Wind, J. & Zonneveld, F.W. (1985). Radiology of fossil hominid skulls. In Hominid Evolution: Past, Present and Future. Alann R. Liss Inc. pp 427-436.
- Wisco, J.J., Kuperberg, G., Manoach, D., Quinn, B.T., Busa, E., Fischl, B., Heckers, S. & Sorensen, A.G. (2007). Abnormal cortical folding patterns within Broca's area in schizophrenia: Evidence from structural MRI. Schizophrenia Research, 94 (1-3): 317-327.

- Witelson, S. & Pallie, W. (1973) Left hemisphere specialization for language in the new born: Neuroanatomical evidence of asymmetry. *Brain*, 96: 641-646.
- Wolpoff, M.H. (1999). *Paleoanthropology*. 2nd edition. McGraw Hill, New York.
- Wu, X., Schepartz, L.A. & Norton, C.J. (2009). Morphological and morphometric analysis of variation in the Zhoukoudian *Homo erectus* brain endocasts. *Quaternary International*, 211: 4-13.
- Wu, X., Schepartz, L.A. & Liu, W. (2010). A new *Homo erectus* Zhoukoudian V brain endocast from China. *Proceedings of the Royal Society B* 277:337-344.
- Wu, X., Schepartz, L.A., Falk, D. & Liu, W. (2006). Endocranial cast of Hexian *Homo erectus* from South China. *American Journal of Physical Anthropology* 130:445-454.
- Wu, X., Holloway, R.L., Schepartz, L.A. & Xing, S. (2011). A new brain endocast of *Homo erectus* from Hulu Cave, Nanjing, China. *American Journal of Physical Anthropology*, 145(3):452-460.
- Young, P.H. (2006). Body mass estimates and encephalization quotients: a fresh look at the Australopithecines and *Homo habilis*. *Creation Research Society Quarterly* 42.
- Zilles, K., Dabringhaus, A., Geyer, S., Amunts, K., Qu, M., Schleicher, A., Gilissen, E., Schlaug, G. & Steinmetz, H. (1996). Structural asymmetries in the human forebrain and the forebrain of non-human primates and rats. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 20 (4): 593-605.
- Zollikofer, C. P. E. (2002). A computational approach to Paleoanthropology. *Evolutionary Anthropology* suppl, 1: 64-67.
- Zollikofer, C.P.E., Ponce de León, M. & Martin, R.D. (1998). Computer-assisted paleoanthropology. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 6(2): 41-54.
- Zonneveld, F. W. & Wind, J. (1985). High-resolution Computed Tomography of fossil hominid skulls: a new method and some results. *Hominid Evolution: Past, Present and Future*: 427-436.
- Zonneveld, FW; Spoor, CF; Wind, J. (1989). The use of the CT in the study of the internal morphology of hominid fossils. *Medicamundi* 34 (3): 117-128.

Páginas web:

Department of Neurology, The University of Illinois at Chicago.

<http://www.uic.edu/depts/mcne/founders/page0014.html>.

Prof. Dr. Laurence Garey for the IBRO - International Brain Research Organisation.

<http://www.korbinian-brodmann.de>

<http://quizlet.com/>

University of Wisconsin and Michigan State Comparative Mammalian Brain Collections.

<http://brainmuseum.org/index.html>.

Department of Neurology, The University of Illinois at Chicago

<http://www.uic.edu/depts/mcne/founders/page0101.html>.

José L. Fresquet. Instituto de Historia de la Ciencia y Documentación (Universidad de Valencia - CSIC).

<http://www.historiadelamedicina.org/wernicke.html>

Department of Neurology, The University of Illinois at Chicago.

<http://www.uic.edu/depts/mcne/founders/page0014.html>.

Prof. Dr. Laurence Garey for the IBRO - International Brain Research Organisation. <http://www.korbinian-brodmann.de>

University of California Museum of Paleontology con la colaboración de la National Science Foundation (subvención n. ° 0096613) y el Howard Hughes Medical Institute (subvención n. ° 51003439).

http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/evo_54

Prototipado:

<https://tfmrimuned.wordpress.com/3dp-zcorp/>

Gittleman J.L.

<http://www.britannica.com/EBchecked/topic/1499967/allometry>

“Neuroanatomía” apuntes de los Doctores Agustín Folgueira y Marcelo Acuña, del Departamento de Anatomía de la Facultad de Medicina de la Universidad de Buenos Aires

(ver http://www.fmv-uba.org.ar/grado/medicina/ciclo_biomedico/primer_a%F1o/anatomia/senos%20venos%20durales.pdf)

